De stekelbaars

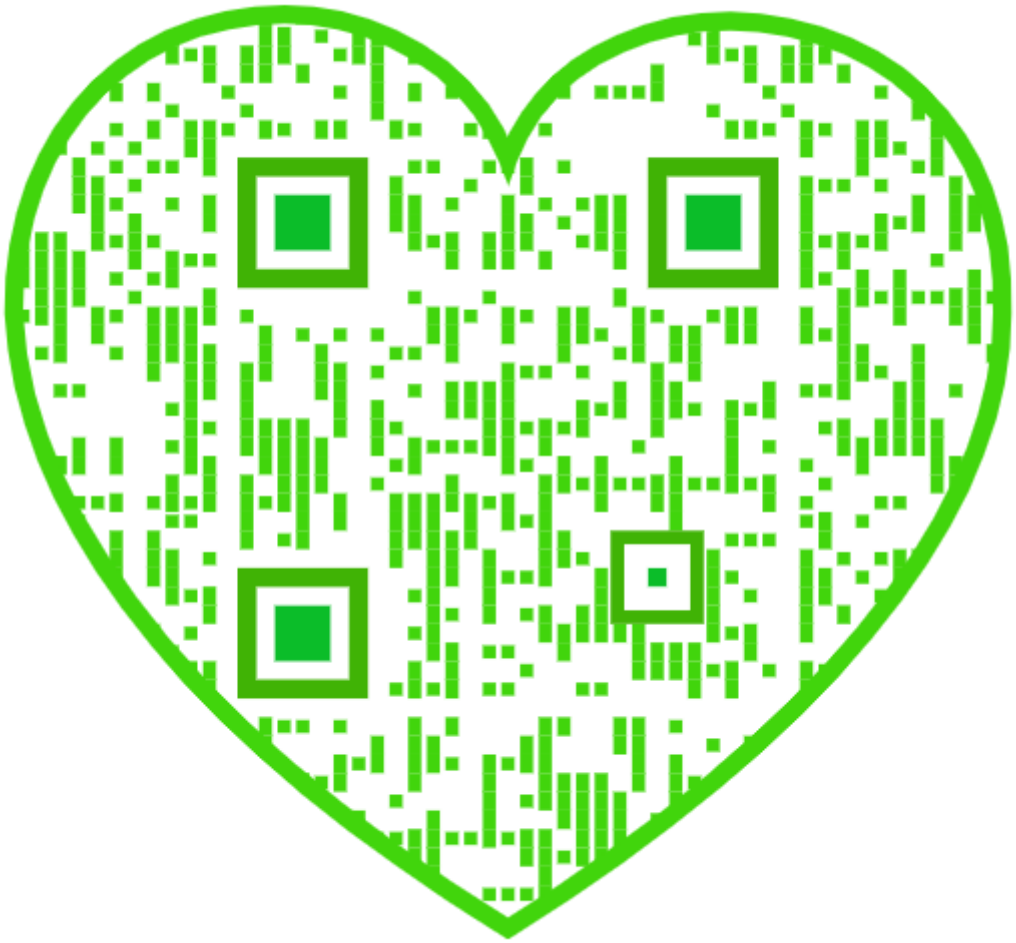
Maarten 't Hart

bron
Maarten 't Hart, *De stekelbaars*. Het Spectrum, Utrecht / Antwerpen 1978

Zie voor verantwoording: https://www.dbnl.org/tekst/hart008stek01_01/colofon.php

Let op: boeken en tijdschriftjaargangen die korter dan 140 jaar geleden verschenen zijn, kunnen auteursrechtelijk beschermd zijn. Welke vormen van gebruik zijn toegestaan voor dit werk of delen ervan, lees je in de gebruiksvoorwaarden.

dbnl digitale bibliotheek voor de Nederlandse letteren



1. De eigen sloot

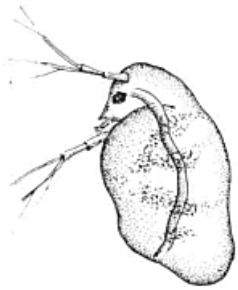
Als kind had ik de beschikking over een eigen sloot. Aan de ene zijde werd de sloot begrensd door een hoge spoordijk, aan de andere zijde door de begraafplaats waar mijn vader dagelijks werkte. In die sloot zwommen fraaier gekleurde en grotere stekelbaarzen dan ik later ooit ergens heb gezien. Of maakt de herinnering ze groter en kleuriger? Juist omdat ze zo groot waren en, vooral, zo prachtig rood gekleurd, zorgden ze telkens opnieuw voor een bittere teleurstelling. Als je een middag lang, gewapend met een primitief net dat gemaakt was van een lange tak, ijzerdraad en een nylonkous, langs de sloot had gezworven en tenslotte de mooiste gekleurde stekelbaars had gevangen, moest je een dag later spijtig vaststellen dat het dier in het kleine aquarium thuis op de schoorsteenmantel volledig zijn kleur had verloren en daarenboven mistroostig vlak onder het oppervlak van het water hing. Dan bracht je de stekelbaars maar terug naar de sloot zonder dat je precies wist waarom hij zijn kleur had verloren en je ving een nieuwe, fel gekleurde vis die een dag later ook zo grauw onder het wateroppervlak hing. Vreemd dat ik ruim tien jaar lang niet heb geweten waarom die kleur verdween, zoals ik ook tien jaar lang niet wist dat alleen mannetjes zo fel gekleurd waren. Maar de sloot bij de begraafplaats was te dicht begroeid dan dat het mogelijk geweest zou zijn waarnemingen te doen in die groene schemer en daarom hoorden in de sloot, zo heb ik later begrepen, eigenlijk geen rood-blauw gekleurde stekelbaarzen, maar slechts zwart gekleurde tiendoornige stekelbaarzen thuis. Die schoten ook door de groenwieren maar ik ving ze nooit, dat waren voor mijn gevoel geen echte stekelbaarzen.

Veel mensen die in hun jeugd stekelbaarzen hebben gevangen, hebben waarschijnlijk géén stekelbaarzen gevangen, maar allerlei andere kleine of jonge visjes die een sloot of een plas kunnen bevolken, zoals jonge rietvoorns of bittervoorns, jonge zeeltjes of kleine kroeskarpers, of naalddunne kleine snoekjes die zo snel dood gaan. In mijn jeugd was het woord stekelbaars in ieder geval een verzamelnaam voor alle kleine visjes die gestekeld of niet gestekeld werden opgehaald. Ik wist zelf ook niet goed wat nu wel of geen stekelbaarzen waren, maar ik wist in ieder geval dat die mooie rood-blauwe visjes echte stekelbaarzen waren. Iets van die verwarring is terug te vinden in het gedicht *Het*

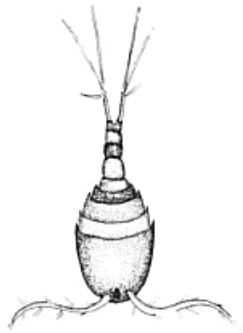
Stekelbaarsje van C. Buddingh'. Hij spreekt in het gedicht over de driedoorn, die vinnige rakker, maar vraagt zich ook af of dat visje, dat in de context van het gedicht zo overduidelijk een driedoorn is, nog wel eens blauwogig zwartje of dapper nikkertje genoemd wordt. Maar met die termen kan alleen maar de tiendoorn bedoeld worden, nooit de driedoorn. Buddingh' heeft beide soorten gevangen in het net van zijn gedicht, hij moet de inhoud van het net nog maar eens grondig inspecteren.

Voor mij was, toen ik op een gedenkwaardige maandagmorgen in april van het jaar 1965, de Grote Stekelbaarzenzaal betrad van het Zoölogisch Laboratorium van de Rijks-universiteit te Leiden, het woord stekelbaars vooral geassocieerd met het woord teleurstelling. Ze verloren altijd hun kleur, een onoverkomelijk bezwaar. En daarom was ik op die maandagmorgen zo verbaasd toen daar op die zaal tientallen stekelbaarzen rondzwommen in een door de hele zaal verspreide serie aquaria waarvan de bruisers een lichte slaperigheid in je hoofd veroorzaakten. Mijn eerste gedachte was: die zijn net gevangen, die zullen dadelijk wel grauw en stil aan de oppervlakte hangen, maar ik moest die gedachte bij nader inzien wel verwerpen want ik kon mij niet voorstellen dat al die stekelbaarzen zojuist opgehaald waren. Daar zou dan een heel legerkorps voor nodig zijn geweest. Nee, het bleek anders te zijn. Op die zaal werden de stekelbaarzen permanent in lenteconditie gehouden: licht vanaf half acht 's morgens tot half twaalf 's avonds en via een systeem van koeling in de zaal en warmtegevende lampen boven de bakken werd de temperatuur in de aquaria constant op ongeveer 20°C gehouden. Zo kon zelfs, bleek later, het gehele jaar door gewerkt worden met mooi op kleur blijvende stekelbaarzen. In die grote zaal is het voor de stekelbaarzen altijd lente en daardoor in zekere zin ook voor de onderzoeker. Als je er binnengaat, lijkt het net alsof de buitenwereld verzinkt, alsof je alleen op de wereld bent met groen schemerende aquaria en zacht ruisende bruisers en traag op de aquariumruiten voortglijdende slakken en felle, vinnige stekelbaarzen.

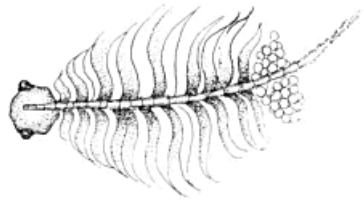
Wie zelf stekelbaarzen wil houden kan in het voorjaar veel bereiken als de watertemperatuur in een aquarium thuis op ongeveer 20° C wordt gehouden, maar zal de rest van het jaar voor koeling of verwarming van het water moeten zorgen. Boven het aquarium moet flink veel licht zijn. Maar zelfs dan is het moeilijk om stekelbaarzen zo te houden dat ze zich voortplanten. Toch is het geenszins uitgesloten. De



Afb. 1. Watervlo (Daphnia)



Afb. 2. Eenoogkreeftje



Afb. 3. Pekelkreeftje

watertemperatuur mag in ieder geval nooit oplopen tot 25° C of hoger want bij die temperatuur doen stekelbaarzen niets meer en gaan ze snel achteruit. Afgezien van deze vrij strenge eisen van licht en temperatuur is de stekelbaars betrekkelijk gemakkelijk te houden. Er is echter nog één beperking: de stekelbaars belieft uitsluitend levend voer. Dat levende voer kan onder meer bestaan uit watervlooien *Daphnia* (afb. 1), cyclopsen (afb. 2), muggelarven, tubifex,

wormpjes (men kan ze ook klein gesneden regenwormen geven, maar het is niet zulk prettig werk om regenwormen klein te maken) of pekelkreeftjes, *Artemia*, (afb. 3). Om de stekelbaarzen, en dan vooral de jonge stekelbaarzen te voeden kweken wij in het laboratorium zelf pekelkreeftjes. De eieren van pekelkreeftjes zijn doorgaans verkrijgbaar bij dierenhandelaars. Deze eieren strooit men uit in warm water van ongeveer 30° C. Het water moet minstens net zo zout zijn als zeewater. De volgende dag kan men de zeer kleine uitgekomen kreeftjes aan de jonge stekelbaarzen voeden. Het is ook mogelijk kreeftjes te laten opgroeien in het zoute water en ze dan als voedsel voor oudere stekelbaarzen te gebruiken. Tijdens de groei voeden wij de opgroeiende pekelkreeftjes met gistvlokken. Als de groei voorspoedig verloopt, is het vaak zo dat de kreeftjes zich snel weer voortplanten en dan beschik je over een kweek die zichzelf in stand houdt. Vooral als je regelmatig fijngeknipte brandnetelbladeren aan de kreeftjes bijvoedert kun je prima resultaten met de kweek krijgen.

Zeer jonge stekelbaarzen kunnen zelfs jonge kreeftjes nog niet behappen. Deze jonge visjes leven van infusoria die in normaal aquariumwater, dat niet te vaak ververst wordt, wel voorkomen. Maar het is altijd mogelijk infusoriënwater te verkrijgen door wat hooi enige tijd in uit de sloot gehaald water te laten verrotten. Oudere dieren eten hetzelfde wat volwassen dieren tot zich nemen. Stekelbaarzen zijn dol op eieren van andere soorten vissen en op eieren van hun eigen soort.

Toch kan men stekelbaarzen ook niet-levend voedsel verstrekken. Ze accepteren namelijk ook dode, ingevroren muggelarven, ingevroren *mysis* (kleine garnalen) en ingevroren pekelkreeftjes. Als men stekelbaarzen in heel goede conditie wil houden, moet men ze een zo gevarieerd mogelijk menu geven. Helaas is dat, vooral in de winter, lang niet altijd mogelijk.

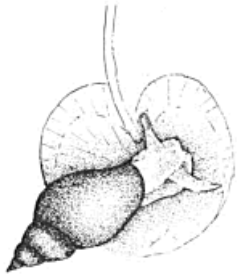
Stekelbaarzen zijn doorgaans vrij gezonde vissen, maar ze hebben vaak last van darm-, blaas-, galblaas- en huidparasieten. In de Sowjet-Unie werd eens op één stekelbaars een assortiment van vijftig verschillende soorten parasieten aangetroffen. Stekelbaarzen kunnen ook lijden aan stip of pseudo-stip en aangetast worden door allerlei soorten schimmel. Stip is goed te bestrijden; er zijn momenteel allerlei middelen tegen stip in de handel. En wie zo gauw geen middelen bij de hand heeft kan de stekelbaarzen in stromend water zetten. De afvallende stippen worden dan

weggespoeld in plaats van zich te vermenigvuldigen en zich opnieuw op de huid vast te hechten. Schimmel is veel moeilijker te bestrijden. Ook pseudo-stip is betrekkelijk gemakkelijk te bestrijden, zij het dat het zelden helemaal verdwijnt. Stip en pseudo-stip lijken bijzonder veel op elkaar en kunnen gemakkelijk met elkaar verward worden; in beide gevallen is het net alsof het visje bedekt is met een fijn laagje klein-korrelig griesmeel. Vooral op de vinnen zijn de kleine, witte stipjes goed te zien.

Een heel onplezierig verschijnsel is het voorkomen van versteend kuit. Een vrouwtje dat versteend kuit heeft, zwelt op en de eieren zijn zelfs aan de buitenkant te zien als kleine, ronde puntjes op de huid. Meestal is zo'n vrouwtje niet meer te redden want het versteende kuit blijft zitten en kan niet afgelegd worden. Ze kan er vaak wel heel lang nog mee blijven rondzwemmen.

Voorts kunnen zich bij stekelbaarzen grote, grijswitte, met vocht gevulde blazen ontwikkelen die aan het lichaam lijken te hangen en het zwemvermogen ongunstig beïnvloeden. De vissen zien er dan afschuwelijk uit; er is helaas maar weinig tegen te doen.

Stekelbaarzen worden niet oud. Eenmaal hebben wij de verjaardag gevierd van een vier jaar oude vis, maar dit is een hoge uitzondering. De vissen zullen in de natuur zelden ouder worden dan twee jaar. Ze worden geboren in voorjaar en zomer, doen er zes maanden over om geslachtsrijp te worden en moeten dan eerst overwinteren alvorens zij zich in het volgend voorjaar kunnen voortplanten. Na de voortplanting zullen ze meestal sterven. Veel stekelbaarzen komen in de natuur niet eens aan voortplanten toe, want ondanks de stekels die niet alleen opgezet, maar ook in opgezette stand vergrendeld kunnen worden, zijn er vrij veel dieren die, al dan niet bij gebrek aan beter, stekelbaarzen eten. Reigers, eenden, kopmeeuwen en sterns eten in ieder geval stekelbaarzen en ook de otter, voorzover nog aanwezig in ons land, zal wel eens een stekelbaars grijpen, hoewel niet bij voorkeur. Bruine ratten raken in grote opwinding als zij stekelbaarzen voorgezet krijgen en ze eten ze volledig op, vaak met trillende pootjes en met een onheilspellend gekraak van het been waaruit stekelbaarzen voor het grootste gedeelte zijn opgebouwd. Of ratten in de natuur ook stekelbaarzen eten weet ik niet. De snoek, de baars, de zalm en de forel eten wel stekelbaarzen, maar ondervinden daarbij vaak zoveel hinder van de stekels dat ze driedoornstekelbaarzen met rust laten, tenzij er in het ge-



Afb. 4. Poelslak

Afb. 5. Posthoornslak

heel geen andere prooi voorhanden is. Stekelbaarzen hebben overigens ook te lijden van soortgenoten. Op eieren van hun eigen soort zijn ze zelfs verzot. Ze doen voor eieren veel meer moeite dan voor muggelarven of tubifex.

Heel jonge stekelbaarzen zijn bovendien uiterst kwetsbaar omdat de stekels zich dan nog niet ontwikkeld hebben. Wel zijn die jonge stekelbaarzen bijzonder snel zodat ze vrij gemakkelijk aan een roofvijand kunnen ontkomen. Forellen zijn evenwel in staat ze te vangen en te eten.

Onderzoek

Het bijzondere van de driedoornige stekelbaars is niet dat het dier economische betekenis heeft, noch ook dat het zo mooi is of een belangrijke plaats in zou nemen in de folklore of mythologie. Nee, het bijzondere is dat het één van de best onderzochte vissen is. In de ethologie is de stekelbaars een van de onderzoekobjecten van het eerste uur. Ruim veertig jaar wordt er in Leiden op de afdeling ethologie al gewerkt met stekelbaarzen. Tinbergen en Ter Pelkwijk hebben dat

Afb. 6. Hoornblad

Afb. 7. Waterpest

onderzoek gestart, Van Iersel en Sevenster, Van den Assem en Sevenster-Bol hebben het onderzoek voortgezet en ik werk, zoals gezegd, nu ook al bijna twaalf jaar met dit vinnige visje. Wat het bijzondere is van dit visje, is niet zo moeilijk te zeggen: daar zal de rest van dit boek een antwoord op geven. Maar los van dat antwoord heeft de stekelbaars ook iets van een vogel in het water, een vogel die een nest bouwt en voor de eieren en uitkomende jongen zorgt. Ook de bewegingen van de stekelbaars, zo hoekig, zo snel en zo onvoorstelbaar hebben iets van de bewegingen van vogels en niets van het gezapig vloeiende dat zo kenmerkend is voor vele andere vissen. Misschien is de stekelbaars ook daarom boeiend omdat het een bewoner is van één van de raadselachtigste en boeiendste milieus die er zijn: de sloot. In het laboratorium kun je in een aquarium met wat poelslakken (afb. 4), posthoornslakken (afb. 5) en waterplanten zoals hoornblad (afb. 6) en watèrpest (afb. 7) een aardige imitatie maken van een sloot, zij het dat de torren, de wantsen, waterspinnen en larven van allerlei soorten

insekten dan nog ontbreken. Die kun je trouwens ook toevoegen maar dan wordt het moeilijk je aandacht te concentreren op het gedrag van de stekelbaars.

Vaak wordt ons gevraagd of het onderzoek niet al bijna is afgelopen. Het tegendeel is waar. Nog altijd valt er bijzonder veel te ontdekken, juist omdat er zoveel bekend is waarop voortgebouwd kan worden. Veel is overigens ook nog niet bekend; hoe de voorjaars- en najaarstrek precies verloopt is vooralsnog een raadsel zoals het ook een raadsel is dat soms in beken op de Veluwe in januari al jonge stekelbaarzen te zien zijn. Zijn ze kort daarvoor geboren of zijn ze in de nazomer uit het ei gekomen en daarna niet meer gegroeid? Dat laatste lijkt onwaarschijnlijk, maar dat betekent dat ze in de winter geboren moeten zijn. Kan dat? We weten het niet.

Niet alleen het gedrag van de driedoorn is grondig onderzocht, ook de morfologie, anatomie, endocrinologie, fysiologie en evolutie-biologie zijn diepgaand bestudeerd. Lang niet alle resultaten van al dat onderzoek kunnen een plaats krijgen in dit boek. Dat zou op zijn minst vijfmaal zoveel ruimte vergen. Ik zal mij min of meer beperken tot het ethologisch onderzoek met de nadruk op datgene wat in Leiden gedaan is en wordt zonder daarbij evenwel al te diep in te gaan op specifiek wetenschappelijke vraagstellingen omdat dit boek anders een leergang ethologie zou worden.

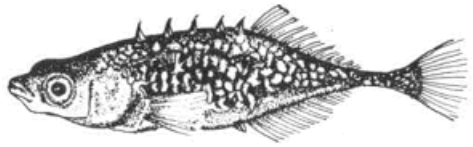
2. Verspreiding en systematiek

De familie *Gasterosteidae*, waarvan de driedoornige stekelbaars met de Latijnse naam *Gasterosteus aculeatus L.* lid is, komt uitsluitend voor op het noordelijk halfrond in gematigde en subpolaire gebieden. De driedoorn is te vinden tussen de 35e en de 70e breedtegraad op het Noordelijk Halfrond in Europa, in delen van Azië en in Noord-Amerika. De driedoorn komt niet voor in Afrika. Behalve in sloten en plassen, meren en niet al te snel stromende beken, is de stekelbaars ook te vinden in brak en zout water. In Nederland is de driedoornige stekelbaars overal in het zoete water en in de zeearmen te vinden al zijn er wel plaatsen waar hij weinig en plaatsen waar hij veel voorkomt. Het is moeilijk te zeggen of de driedoorn de laatste jaren als gevolg van de verontreiniging van het water sterk is achteruit gegaan want betrouwbare cijfers hierover ontbreken. Wel heb ik de indruk dat je ze vaak niet meer ziet op plaatsen waar je ze vroeger in groten getale kon aantreffen. Maar dat zien is ook bedriegelijk: het water kan zo troebel zijn dat je ze daardoor niet meer ziet, terwijl ze er wel degelijk zijn. Maar rondom de stad Leiden zie je toch nauwelijks nog driedoorns, wel veel tiendoorns. In de omgeving van Maassluis, een gebied dat ik ook goed ken, zijn ze nog altijd veel aanwezig.

Wij vangen onze stekelbaarzen altijd op de Zeeuwse eilanden omdat daar kleine gemalen te vinden zijn die buitendijks vrij diepe en tegelijkertijd gemakkelijk bereikbare putten bevatten waarin, tot voor kort tenminste, in voor- en najaar grote hoeveelheden stekelbaarzen plachten voor te komen. Als het dan eb is, is de omgeving van de putten drooggevallen terwijl in de putten zelf water staat. Vroeger was één haal met een groot net voldoende voor de vangst van 600 stekelbaarzen; de laatste jaren echter is het veel moeilijker geworden om in de putten stekelbaarzen te vangen.

In het voorjaar zijn die in de put verzamelde dieren mogelijkerwijze op weg naar het zoete water, het binnendijkse slotengebied, in het najaar zijn ze waarschijnlijk op weg naar zee om daar de winter door te brengen.

Wij betrekken onze stekelbaarzen ook uit forellenkwekerijen op de Veluwe omdat deze stekelbaarzen anders zijn dan de uit Zeeland afkomstige dieren. Deze stekelbaarzen leven op de Veluwe in beken en overwinteren daar ook.



Afb. 8. Beekstekelbaars

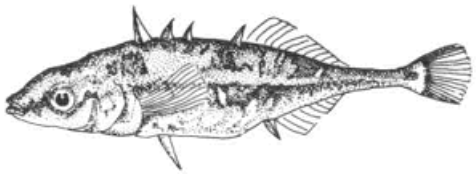
Hoewel driedoorns er overal op de wereld ongeveer hetzelfde uitzien, zijn er twee merkwaardige uitzonderingen. In de Chehalis Rivier in de staat Washington komt een stekelbaars voor waarvan de mannetjes zich niet roodblauw, maar zwart kleuren in het voorjaar. Dit hangt waarschijnlijk samen met het feit dat in deze rivier een snoekachtige vis (*Novumbra hubbsi*) leeft die zich voedt met de eieren en vooral de jongen van stekelbaarzen. Het frappante is nu dat jongen van de zwartgekleurde driedoorns minder gegeten worden dan jongen van de in diezelfde rivier ook voorkomende blauw-rood gekleurde driedoorns omdat de jongen van zwarte vaders, als de *Novumbra* nadert, met een serie snelle sprongen naar het oppervlak schieten waar zij bewegingsloos blijven hangen. Ze worden dan niet meer opgemerkt door de *Novumbra* terwijl de jongen van de gewoon gekleurde driedoorn niet anders doen dan vluchten, tijdens welke vlucht ze vaak gevangen worden.

Op de Queen Charlotte Eilanden komt in één van de meren een ongewoon grote driedoorn voor, maar daarover is mij verder helaas niets bekend.

Systematiek

De orde van de *Gasterosteiformes* (stekelbaarsachtigen) wordt onderverdeeld in drie subordes: de suborde *Gasterosteioidei*, de suborde *Aulostomoidei* (trompetvisachtigen) en de suborde *Syngnathoidei* (zeenaaldachtigen). Tot die laatste suborde behoort ook het zeepaardje.

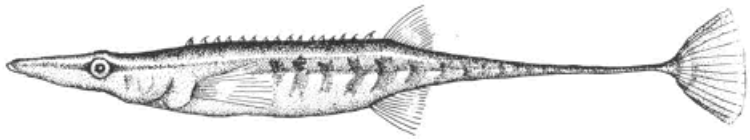
De *Gasterosteioidei* worden weer onderverdeeld in drie families: de stekelbuisvissen, de buissnavelvissen en de stekelbaarzen. De familie van de stekelbaarzen bestaat uit vijf geslachten: *Gasterosteus, Pungitius, Spinachia, Apeltes* en *Culea*. Het laatste geslacht heeft slechts één soort: *Culea inconstans* (afb. 8) ofwel de beekstekelbaars. Deze van vier tot zes, maar meestal van vijf stekels voorziene, stekelbaars komt uitsluitend voor in Noord-Amerika. Het dier lijkt vrij veel op onze tiendoorn, wordt zelden langer dan 65 mm en



Afb. 9. Vierdoornstekelbaars

is buiten het broedseizoen groen- tot bruinachtig gekleurd. De beekstekelbaars leeft, evenals de tiendoorn, bij voorkeur in een dichtbeplante omgeving. Het mannetje wordt in het broedseizoen nog wat donkerder en soms zelfs zwart waarbij ook de rugstekels en de rugvin en de anale vin zwart worden. Hij verdedigt een territorium en bouwt daarin een nest dat zich meestal vlak boven de bodem bevindt en dat hij vasthecht aan de stengel van een waterplant of aanbrengt in de vork tussen twee zijstengels. Als het nest klaar is en het mannetje een kuitrijp wijfje ontdekt, zal hij langzaam op haar toe zwemmen totdat hij op ongeveer 10 cm afstand van haar is gekomen. Hij schiet dan snel op haar af en stoot haar met zijn snuit aan op de kop of op de flanken. Hij blijft haar aanstoten tot zij stilhangt. Als dat het geval is, zwemt hij met alle rug- en buikstekels uit, langzaam met omlaag hangende staart, die hij stijf heen en weer slaat, naar het nest. Zijn rug staat daarbij in een bolle stand en zijn bek hangt open. Zij kan hem volgen, maar blijft altijd achter hem en ook iets onder hem. Hij toont haar de nestopening. Zij kruipt vervolgens het nest in. Dan volgt het op de staart van het vrouwtje sidderen. De man stoot daarbij snel en krachtig met zijn snuit op de staartwortel van het vrouwtje, juist zoals tien- en driedoorn dat ook doen. Onder invloed van dit sidderen legt het vrouwtje de eieren af.

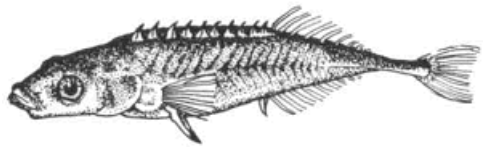
Ook het geslacht *Apeltes* kent slechts één soort: *Apeltes quadracus* (afb. 9), de vierdoornige stekelbaars. Dit is een klein, tot 40 mm lang, en werkelijk foeilelijk visje dat lijkt op een sterk vermagerde en kromgebogen tiendoorn. Hij is donker van uiterlijk en verkleurt niet in het broedseizoen, behalve dan dat de twee buikstekels die alle stekelbaarsachtigen bezitten, rood worden. Ook dit boeiende visje wordt uitsluitend in Noord-Amerika gevonden en ik heb het helaas maar eenmaal in actie gezien. Evenals alle andere soorten verdedigt ook bij deze soort het mannetje in het broedseizoen een territorium en hij bouwt daarin een nestje boven de bodem in de planten. Als het nestje, dat erg klein is (tot 25 mm), klaar is en er een kuitrijp vrouwtje verschijnt, zal het mannetje naar het vrouwtje toezwemmen, haar aansto-



Afb. 10. Zeestekelbaars

ten en vervolgens in een wijde boog snel terugzwemmen naar het nest. Hij kan één boog maken, maar ook een aantal bogen beschrijven en tijdens de boogdans voert hij ook heel snelle zigzagjes uit. Als het vrouwtje volgt, toont hij haar de nestopening en als zij inkruipt, zal hij vervolgens herhaaldelijk voorzichtig in haar staartvin bijten (hij siddert dus niet op de staartwortel zoals drie- en tiendoorn). Zij zal dan haar eieren afleggen, uit het nest kruipen en hij kruipt vervolgens door het nest en bevrucht de eieren. Meestal begint hij daarna niet alleen voor de eieren te zorgen, maar bouwt hij ook nieuwe nestjes vlak in de buurt van het eerste nest. Ook in deze nieuwe nesten probeert hij klompjes eieren te verzamelen van voorbijkomende vrouwtjes die kuitrijp zijn. Hij verzamelt dus niet, zoals de andere soorten, veel legsels in één nest, maar houdt er een soort van broedbatterijtje op na. Heel bijzonder is ook dat dit visje niet waaiert (zie pag. 41) om zijn broedsels van zuurstofrijk water te voorzien, maar zuigt. Dat gaat als volgt. Het mannetje steekt zijn snuit in de nestopening en zuigt water op met open bek dat door de kieuwdeksels weer verdwijnt. Daarmee zorgt hij voor vervanging van oud, aan koolzuur rijk water, door nieuw zuurstofrijk water.

Het geslacht *Spinachia* herbergt een heel wonderlijk dier: de zeestekelbaars (afb. 10). Deze *Spinachia* heeft 15 stekels op zijn rug. Nog niet zo lang geleden was deze zeestekelbaars veel te vinden langs de Nederlandse kust maar deze, uitsluitend langs de kust van de Golf van Biscaye tot Noord-Noorwegen voorkomende vis, is langs onze kust zeldzaam geworden. De zeestekelbaars is een verschijning waarvan je niet weet of je hem mooi of afschrikwekkend moet vinden. Jonge zeestekelbaarsjes zijn overigens prachtig om te zien en bovendien uiterst beweeglijk. De zeeste-kelbaars is ruim 3 keer zo lang als een driedoorn (15-20 cm) en lijkt op een driedoorn die met behulp van martelwerktuigen is uitgerekt. Hij heeft een heel lange bek, haast een drakebekje, en eveneens een heel lange staart of, juister gezegd, een lange staartwortel want de staartvin is niet eens zo erg verschillend van de staartvin van de driedoorn, alleen



Afb. 11. Tiendoornige stekelbaars

wat groter. Het dier is bruin-groen en heeft donkere strepen op de flanken terwijl de onderzijde zilverkleurig is. De zeestekelbaarzen zwemmen op een hoogst curieuze manier, ze maken voortdurend bewegingen waarbij ze zich krommen. Het maakt de indruk of het dier uit segmenten is opgebouwd die scharnierend met elkaar verbonden zijn.

Deze zeestekelbaars kan niet leven in zoet water. Het mannetje bouwt een groot nest (tot 8 cm) in zeewier waarvoor hij stukjes wier en erg veel door de nieren uitgescheiden plaksel gebruikt. Als het nest gereed is en een vrouwtje het territorium binnen zwemt, wordt zij aangevallen. Vlucht zij dan zal hij haar achtervolgen en verjagen; vlucht zij niet, maar blijft zij staan dan zal hij naar het nest zwemmen. Als zij volgt, toont hij het nest door zijn snuit erin te steken (een nestopening of tunnel door het nest heen als bij de andere soorten is er niet) en zij zal zich in het nest wringen. Daarop bijt hij in haar staartwortel, juist als de vierdoorn, en zij zal vervolgens haar eieren afleggen. Hij bevrucht de eieren door zich ook door het nest heen te wringen en verjaagt haar vervolgens, juist zoals andere mannetjes van andere soorten doen na de bevruchting. Hij voorziet de eieren niet van zuurstofrijk water via zuigen zoals de vierdoorn, maar via waaieren. Daar hij vaak in de branding nestelt en zeewater toch al zuurstofrijker is dan zoetwater wordt het nest ook doorspoeld met zuurstofrijk water als hij niet waaiert, maar ik geloof niet dat iemand ooit heeft onderzocht of de eieren ook uitkomen als de zeeste-kelbaarsman niet waaiert.

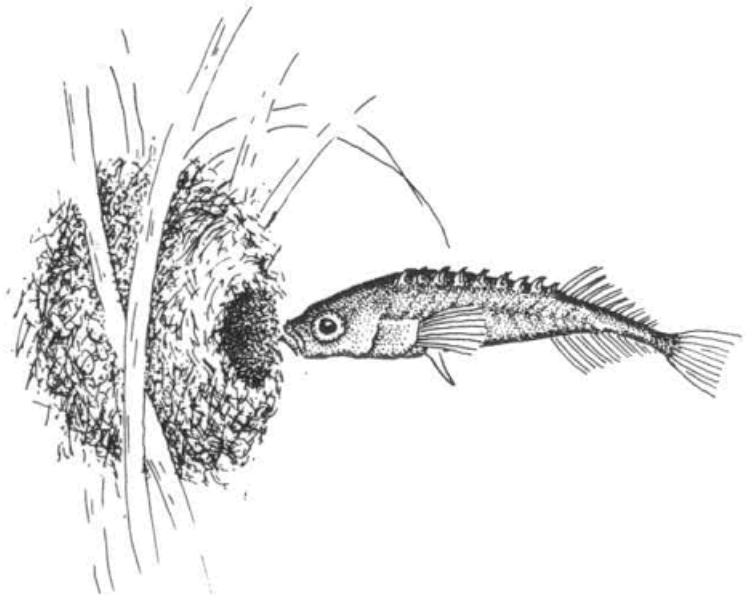
De tiendoorn

Pungitis pungitis, de tiendoornige stekelbaars (afb. 11) heeft zeven tot twaalf stekels op zijn rug, vandaar de naam. In het Engels heet deze stekelbaars de ‘Nine-spined stickleback’. De tiendoorn komt op het gehele noordelijke halfrond voor evenals de driedoorn. In Nederland is de tiendoorn op veel meer plaatsen te vinden dan de driedoorn. Daar de tiendoorn dichte begroeiing prefereert, komt hij vaak voor in

rijk beplante sloten, terwijl de driedoorn in open sloten huist. Maar vaak zijn beide soorten ook in dezelfde sloot te vinden. De tiendoorn nestelt dan in hoornblad, waterpest of in wier terwijl de driedoorn vaak nestelt in open ruimten tussen de planten. Toch komen ze elkaar dan vaak tegen en je kunt heel wat agressieve interacties waarnemen tussen de drie- en de tiendoorn op mooie windstille zomerdagen als het wateroppervlak van sloten niet in beweging is. Het zou interessant zijn te onderzoeken of het in de natuur ook wel eens voorkomt dat een tiendoornvrouwtje in het nest van een driedoornmannetje terecht komt en of het gedrongen dikke driedoornvrouwtje ook wel eens inkruipt in het nest van een tiendoornmannetje. In het laboratorium is het wel eens gelukt drie- en tiendoorns met elkaar te kruisen: de jongen van deze kruising leken meer op tien- dan op driedoorns en hebben zich helaas niet voortgeplant (misschien was de kruising steriel juist als de kruising van paard en ezel).

De tiendoorn is 5-10 cm lang; de mannetjes diepzwart, vandaar de term dapper nikkertje in het Verkade album over de sloot. Hun buikstekels worden echter helder zilverwit zodat deze, wanneer ze opgezet worden, prachtig afsteken tegen het zwart. In het broedseizoen verdedigen de mannetjes een territorium. In dat territorium bouwen ze, meestal tussen de bladeren van waterplanten, een nest dat bestaat uit fijne alg en dat eenvoudigweg aan een blad wordt opgehangen al kan het soms ook wel in een vork terechtkomen. In dat nest is steeds een duidelijke nestopening te zien die het begin is van een nesttunnel (afb. 12). In dit opzicht wijken de tien- en de driedoorn, die ook een duidelijke nestopening in zijn nest heeft, af van de zojuist behandelde stekelbaarzen waarbij duidelijke nestopeningen ontbreken. Hoewel de tiendoorn altijd in de planten bouwt, kan hij best op de grond bouwen. In Noord-Amerika zijn nesten van tiendoorns gevonden op de bodem van plassen en bij ons in het laboratorium heeft tenminste eenmaal een tiendoorn op de zandbodem van een aquarium gebouwd zonder dat zelfs maar het allerkleinste plantje in de buurt was.

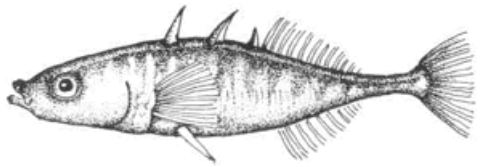
Als het nest klaar is, doet zich regelmatig een allerwonderlijkst verschijnsel voor dat ongetwijfeld verwantschap vertoont met het doorkruipen van de driedoorn stekelbaars. Dit verschijnsel wordt cirkelplak genoemd. Het mannetje produceert een bolletje blauwachtig plaksel dat vlakbij de staart wordt uitgescheiden. Dit bolletje plaksel is vrij zwaar en zinkt naar de bodem. Direct na uitscheiding van het



Afb. 12. Nest van tiendoorn

plaksel probeert het mannetje het zinkende bolletje met de bek te grijpen en hij moet daartoe een bliksemsnelle cirkelbeweging maken want het plaksel is achter hem bezig aan de afdaling. Als het mannetje het bolletje heeft opgepakt (soms moet hij daarvoor tweemaal rondcirkelen, soms lukt het ook helemaal niet) kruipt hij het nest in en deponeert het bolletje in de tunnel. Hij kruipt niet door het nest heen zoals de driedoorn, maar keert achterwaarts terug.

Als een kuitrijp vrouwtje het territorium binnenzwemt, zal de tiendoorn of het vrouwtje eerst agressief benaderen of direct al baltsgedrag vertonen. In het laatste geval begeeft de tiendoorn zich op zeer boeiende wijze naar het vrouwtje: hij maakt sprongen die wel veel lijken op de zigzaggen van de driedoorn (zie pag. 39) maar hoekiger en ook sprongachtiger zijn en bovendien staat het lichaam daarbij in schuine stand en wel zodanig dat de kop omlaag wijst. Zo springt hij in schuine stand door het water, kop omlaag, staart omhoog. Een rijp vrouwtje neemt dezelfde houding aan als een rijp driedoornvrouwtje (vandaar dat er bij mannetje driedoorn of mannetje tiendoorn misverstand kan ontstaan over het juiste vrouwtje en kruisingen tussen tien- en driedoorn eventueel mogelijk zijn. Het vrouwtje kan wel onderscheid maken tussen drie- en tiendoorn want die zijn heel verschillend, zowel om te zien, als in hun gedrag, maar soms is een vrouwtje zo kuitrijp dat ze al een baltshouding aanneemt als er een verdwaalde luchtbel omhoog komt en in dat geval zal ze zeker de baltshouding aannemen als ze wordt benaderd door een springend mannetje of dat nu een tien- of een driedoorn is). Die houding is weergegeven in



Afb. 13. Zwartgestippelde driedoorn

afb. 26. Het mannetje keert nu terug naar het nest met dezelfde sprongen. Het vrouwtje volgt en probeert steeds met haar snuit tussen de twee zilverwitte, opgezette buikstekels te blijven, wat meestal niet zo erg goed lukt. Maar ze komt wel bij het nest en hij toont haar de opening waarop zij inkruipt. Meestal gaat alles goed hoewel de toeschouwer elke keer weer verbaasd is dat het nest niet bezwijkt. Soms raakt het nest los tijdens het inkruipen en zwemt het vrouwtje met nest en al weg. Als dat niet gebeurt, maar het vrouwtje op normale wijze in het nest gekropen is, zal het mannetje op de staartwortel sidderen. Zij legt haar eieren af, verlaat het nest, hij kruipt door het nest en bevrucht daarbij de eieren. Daarna zal hij, als hij het nest ook heeft verlaten, haar verjagen. Na deze bevruchting volgt een periode van broedverzorging waarbij het mannetje de eieren van zuurstofrijk water voorziet door te waaieren.

De zwartgestippelde driedoorn

Het zal misschien voor velen een schok zijn te horen dat er behalve de gewone driedoorn ook nog een zwartgestippelde driedoorn is, *Gasterosteus wheatlandi* (afb. 13). Deze driedoorn komt uitsluitend voor op bepaalde plaatsen in Noord-Amerika aan de kust of in brak water. Een enkele keer wordt hij ook wel in zout water aangetroffen. Eenmaal hebben wij een aantal exemplaren van deze soort in het laboratorium gehad. Het visje lijkt wel veel op de driedoorn, maar is kleiner. In het broedseizoen wordt het mannetje groen-goudkleurig en hij bouwt dan, in een door hem verdedigd territorium, een nest op de zandbodem van groene alg, evenals de gewone driedoorn. Het nest is alleen kleiner. Een rijp vrouwtje wordt, als het nest klaar is, benaderd met zigzagsprongen waarbij, evenals bij de tiendoorn, het lichaam in schuine stand door het water beweegt (staart omhoog, kop omlaag). Na de zigzagdans keert hij om en zwemt terug, maar, althans die paar keer dat ik het heb kunnen waarnemen, niet in een rechte lijn naar het nest.

Afb. 14. Verticale streping driedoorn

Het lijkt er zelfs op alsof hij zomaar wat rondzwemt en bij toeval het nest terugvindt. Tijdens dat terugzwemmen naar het nest gebeurt er iets heel bijzonders. Niet alleen zwemt het mannetje zeer langzaam (de gewone driedoorn, de vierdoorn en de tiendoorn zwemmen heel snel) maar bovendien begint hij te trillen, een beweging die enigszins aan het waaieren doet denken. Al trillende zwemt hij rond terwijl het vrouwtje volgt waarbij ze angstvallig de punt van haar snuit tussen de twee buikstekels houdt. Eenmaal bij het nest aangekomen, toont het mannetje de opening. Zij kruipt in, hij siddert, zij legt haar eieren af, verlaat het nest, hij kruipt in en bevrucht de eieren. Vervolgens verjaagt hij haar. Daarna waaiert hij op de gebruikelijke manier de eieren uit.

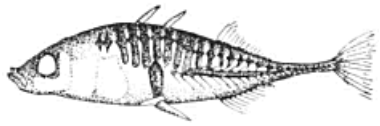
De driedoorn: drie vormen

De driedoornige stekelbaars die evenals de tiendoorn overal op het Noordelijk Halfrond te vinden is, is een vis van 5-10 cm lang. De gemiddelde lengte is 5 cm. Buiten het broedseizoen zijn ze of egaal zilverkleurig met een soort groen waas erover heen of op de flanken is een verticale streping zichtbaar (zie bijv. afb. 14). In het broedseizoen komen de mannetjes op kleur. Dat op kleur komen begint onder de keel. Als er verder nog niets te zien is, is vaak de keel al lichtrood gekleurd en daarvoor is in ieder geval de binnen-

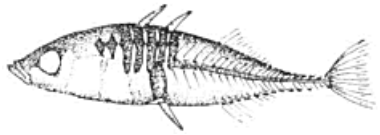
zijde van de bek rood van kleur. Die kleur rood kan zich over de flanken uitspreiden terwijl de rug dan blauw of blauwgroen wordt. Zeer opvallend is met name ook de blauwe iris. Maar die kleuren kunnen van uur tot uur, ja van minuut tot minuut veranderen, afhankelijk van zowel uitwendige omstandigheden (bijvoorbeeld het al of niet aanwezig zijn van een vrouwtje) of van handelingen die het dier zelf uitvoert. Na een doorkruip is de stekelbaars altijd iets helderder rood gekleurd dan vlak voor een doorkruip. Die rode kleur wordt veroorzaakt door drie pigmenten in de huid van de stekelbaars. Het belangrijkste pigment is chemisch niet te definiëren, maar gedraagt zich als een monohydroxyxantophyll. De twee andere pigmenten zijn een caroteen-ester en astaxanthin. Het pigment is opgeborgen in pigmentcellen, erytroforen voor de rode pigment, die zich kunnen uitzetten. Daardoor ontstaat dan de rode kleur. Behalve zulke rode pigmentcellen liggen er ook nog zwarte pigmentcellen in de huid (melanoforen) die zich kunnen samentrekken. Als ze zich samentrekken verdwijnt haast al het zwart uit de huid van de stekelbaars zodat het mannetje nog helderder en soms zelfs bijna doorzichtig wordt. De blauwe kleur van de iris van het oog wordt veroorzaakt door vermindering van de hoeveelheid van guanine kristallen in de guanoforen.

De vrouwtjes blijven in het broedseizoen zilverkleurig en houden hun streping, als zij die hebben. Ze ontwikkelen eieren die in zoverre duidelijk te zien zijn dat de buik opzwelt. Als ook de anale opening openstaat en de eieren te zien zijn in die opening is het vrouwtje zeker rijp. Als zij dan niet op tijd een mannetje met nest vindt zal zij haar eieren eenvoudigweg afleggen in het water waar ze meestal ogenblikkelijk door soortgenoten worden geconsumeerd. Zo'n rijp vrouwtje kan soms een bijna meelijwekkende aanblik bieden. Een enkele keer is zij blijkbaar zo kuitrijp dat zij, zonder dat er iets of iemand in haar omgeving is, de baltshouding kan aannemen. Ook kan het voorkomen dat het voorbijzwemmen van een watertor, bootsmannetje of zeeltje al voldoende is om de baltshouding te voorschijn te roepen.

In het laboratorium houden wij de vrouwtjes gewoonlijk in een vrij groot aquarium. Daar wij voor onze experimenten bijna dagelijks wel één of meer rijpe vrouwtjes nodig hebben, beschikken wij over een zogenaamde zoekman. Deze zoekman is een stekelbaars die een nest heeft waarin nog geen eieren aanwezig zijn en die alleen in een aquarium



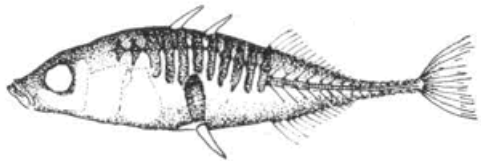
Afb. 15. Trachurus



Afb. 16. Leiurus

rondzwemt. Hebben wij nu een vrouwtje nodig dan vangen wij de zoekman en plaatsen deze in het grote aquarium met vrouwtjes. Een goed opgeleide zoekman zal nu gaan rondzwemmen en zal, telkens als hij in de buurt komt van een vrouwtje, zigzagbewegingen uitvoeren. Een rijp vrouwtje zal daarop reageren met toewenden, baltshouding aannemen en met volgen van het mannetje. Op die manier kunnen wij, mits er een kuitrijp vrouwtje is, zo'n vrouwtje gemakkelijk vinden. Toch is een geoefend stekelbaarskenner in staat om met één oogopslag de rijpe vrouwtjes in een aquarium te zien zonder de tussenkomst van een zoekman.

Het bijzondere van de stekelbaars is niet alleen dat bij alle soorten de mannetjes een nest bouwen en voor het broedsel zorgen, maar dat bij alle soorten ook schubben ontbreken, terwijl stekelbaarzen toch beenvissen zijn en de meeste beenvissen wel schubben hebben. In plaats van schubben vinden we op de flanken beenplaatjes, behalve bij de vierdoorn. Bij de beekstekelbaars zijn de plaatjes klein en bij de tiendoorn kunnen ze variëren in aantal van 0 tot 34. Dat is ook het geval bij de driedoorn. Ook daar treedt grote variatie op van het aantal beenplaatjes. Op grond van die variatie worden drie vormen onderscheiden: de trachurusvorm (afb. 15) waarbij een complete rij van beenplaatjes aanwezig is van juist voor de pectorale vin tot de staart. We vinden hier altijd tenminste wel 30 beenplaatjes. De trachurus-vorm is gewoonlijk zilverkleurig en vertoont heel weinig streping. De tweede vorm is de leiurus-vorm (afb. 16). Hierbij vinden we slechts vier tot acht beenplaatjes en deze plaatjes bevinden zich vooraan op het lichaam. Soms zijn er zelfs helemaal geen plaatjes. Deze leiurus-vorm is vaak veel donkerder groen dan de trachurus-vorm en bovendien ook meestal gestreept, of zoals wij plegen te zeggen: getijgerd.



Afb. 17. Semi-armata

De derde vorm is de semi-armata-vorm (afb. 17). Semi-armata betekent half bepantserd. In werkelijkheid is dat inderdaad het geval. De semi-armata heeft veel meer beenplaatjes dan de leiurus, maar veel minder dan de trachurus. Het aantal varieert gewoonlijk van dier tot dier tussen de 12 en 24.

Er is wel enig verband tussen het milieu waarin de stekelbaars leeft en het aantal beenplaatjes dat hij draagt. De dieren die wij in Zeeland vangen behoren slechts zelden tot de leiurus-vorm; haast altijd zijn het trachurus- of semi-armata-vormen. Daarentegen zijn de dieren van de Veluwe altijd van de leiurus-vorm, ofwel zwak bepantserd. Als vuistregel kan gelden: hoe hoger het zoutgehalte van het water waarin de dieren, tenminste een deel van het jaar, verkeren, des te meer kans op zware bepantsering. Dieren die uitsluitend in zoet water voorkomen zijn meestal van de leiurus-vorm. Het is dus denkbaar dat de beenplaatjes een soort bescherming vormen tegen zout water. Toch vindt men in zee ook wel degelijk leiurus-vormen.

Als je een trachurus-man of -vrouw kruist met een leiurus-vrouw of -man, vind je in de eerste generatie uitsluitend half bepantserde vormen: de semi-armata is dus een tussenvorm van trachurus en leiurus.

Zo her en der op de wereld zijn nog allerlei afwijkende vormen te vinden. Zo leeft er in het Iznik-meer in Turkije een stekelbaars die op de flanken een aantal beenplaatjes heeft, dan is er een lege tussenruimte en dan zijn er op de staartwortel weer een aantal beenplaatjes. In Alaska komen afwijkende vormen voor in de Chignik Rivier en zo ook in een kleine rivier in Brits Columbia. Er is sprake van een opmerkelijke variatie.

In één ander opzicht verschillen trachurus en leiurus ook nog sterk van elkaar: trachurus-vrouwtjes produceren per legsel veel meer eieren (tot 200) dan leiurus-vrouwtjes (50-100). Waarschijnlijk zijn er ook nog gedragsverschillen, maar helaas is hierover nog weinig onderzoek gedaan.

De evolutie van de stekelbaarzen

Het is verleidelijk te speculeren over de wijze waarop de stekelbaarzen in de loop van de evolutie zijn ontstaan. Maar de beschikbare gegevens laten zich niet zo gemakkelijk tot een helder beeld samenvatten te meer daar fossiele vondsten van stekelbaarzen geheel ontbreken. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat alle soorten geëvolueerd zijn uit een zeestekelbaars die misschien veel zal hebben geleken op de huidige zeestekelbaars. Als de evolutie in verband moet worden gebracht met de trek van zout naar zoet water, is de zeestekelbaars die uitsluitend in zout water kan leven de meest primitieve soort. Maar je zou de evolutie ook kunnen zien als een verplaatsing van het nest in wier of planten naar de bodem. De driedoorn is dan de minst primitieve vorm en de tiendoorn die ook op de bodem kan nestelen al doet hij het bijna nooit zou het dichtst bij de driedoorn staan. Op grond van het gedrag is onder meer een indeling te maken in zigzaggers en niet-zigzaggers. Slechts de tien- en driedoorn zigzaggen en de vierdoorn vertoont een heel klein zigzagje dat je slechts na analyse van filmbeelden van zijn baltsgedrag kunt ontdekken. Staartsidderen komt voor bij tien- en driedoorn en bij de beekstekelbaars; de twee andere soorten bijten het vrouwtje in de staart. Op grond van het aantal chromosomen (46 bij *Apeltes* en *Culea* en 42 bij *Gasterosteus* en *Pungitis*; de zeestekelbaars is op dit punt nooit onderzocht) is het aannemelijk te veronderstellen dat de tien- en driedoorn hoog ontwikkelde vormen zijn want binnen de groep van de beenvissen duidt vermindering van het aantal chromosomen op specialisatie.

Het vreemdst is natuurlijk dat alle soorten waaieren om hun eieren uit te broeden behalve de vierdoorn die zuigt. Nu zuigt met name de driedoorn ook wel, maar dat zuigen dient om de nestopening vrij van zand te houden, dit zuigen kan zich op grond van het effect in tweeërlei richting als functioneel gedrag ontwikkeld hebben, maar het blijft vreemd dat de vierdoorn zo afwijkt en dat maakt ook dat je hem moeilijk kunt plaatsen in een evolutiereeks.

Het is ook aardig te speculeren over het ontstaan van het waaiergedrag. De zeestekelbaars waaiert niet zoveel, dat is ook niet nodig want toch al zuurstofrijk zeewater en branding zorgden te zamen voor een goede zuurstofvoorziening van de eieren en tegelijkertijd afvoer van koolzuur. Naarmate echter de zich evoluerende soorten verder het brakke water binnendrongen moet het waaieren een steeds belang-

rijkere rol zijn gaan spelen in de broedzorg. Je kunt je voorstellen dat die eigenaardige waaierbeweging waarbij het dier zodanig met staart en borstvinnen slaat dat hij op zijn plaats blijft ook oorspronkelijk alleen maar diende om de stekelbaars op zijn plaats te houden voor het nest. De branding sloeg zo'n bij het nest wakende man (er zijn, zeker in de zo immens rijke zee altijd eierrovers) steeds van zijn plaats en met slagen van staart en borstvinnen moest hij zich dan op zijn plaats houden. De stekelbaars die het best deze bewegingen van staart en borstvinnen uitvoerde had daar en passant ook nog het voordeel van dat er een waterstroom door het nest gevoerd werd die afkomstig was van de bewegende staart en vinnen. Deze waterstroom spoelde het koolzuurrijke water weg en verving dat door zuurstofrijk water. De best waaierende stekelbaarzen kregen zo in de branding de meeste nakomelingen. Dat effect werd sterker naarmate de dieren zich meer landinwaarts bewogen. In zoet water is goed waaieren van het grootste belang; zonder waaieren zullen de eieren helemaal niet uitkomen. Zo kun je je voorstellen dat uitermate functioneel gedrag - waaieren - is ontstaan uit de krampachtige bewegingen die de stekelbaarzen uitvoerden in de branding om op hun plaats te blijven en in het verlengde daarvan ligt dat je je op deze wijze ook enigszins een voorstelling kunt maken van hoe gedrag in de loop van de evolutie helemaal veranderd kan worden en toch zichzelf in zeker opzicht gelijk blijft.

Met dat al is de evolutie van de stekelbaars nog niet opgelost. Toch lijkt het het meest aannemelijk om de driedoorn als de hoogst gespecialiseerde vorm te zien. Hij heeft van alle soorten het meest rigide baltsgedrag ontwikkeld, hij is de enige die op de bodem nestelt, de enige die het zogenaamde prikken (zie pag. 44) vertoont, de enige die een pendelbalts heeft (zie pag. 41) en zijn gedrag is van alle stekelbaarzen ritmisch het meest strak georganiseerd hetgeen ook op hoge ontwikkeling duidt.

3. De levenscyclus

Trekfase

In het voorjaar keren de stekelbaarzen die in zee hebben overwinterd terug naar het zoete water. Ze zwemmen dan altijd in scholen die soms verbijsterend groot kunnen zijn. In 1776 schreef Pennant, een Engelsman, dat eens in de zeven of acht jaar zulke grote scholen stekelbaarzen in Oost-Engeland de rivier op plachten te zwemmen dat men ze ving en gebruikte om het land te bemesten. Of men toen ook nog dacht, zoals vroeger wel het geval was, dat grote scholen stekelbaarzen duidden op de nadering van oorlog weet ik niet maar eens is dat één van de weinige in verband met stekelbaarzen voorkomende vormen van bijgeloof geweest. In folklore, mythologie of religie heeft de stekelbaars nooit een grote of zelfs maar een plaats ingenomen; slechts in een enkel jongensboek kan men zo nu en dan iets over stekelbaarzen vinden. Zo begint *Peerke en zijn kameraden* van W.G. van de Hulst met de zin: ‘Ze gingen stekeltjes vangen’.

Maar niet alleen in 1776, ook veel later, kwamen zo grote scholen het land binnen dat ze gebruikt werden. In februari-maart 1943 immigreerden dusdanige hoeveelheden in Nederland dat ze gevangen werden met het doel er vismeel en eendevoer van te maken.

Hoewel de trek naar binnen al kan beginnen in januari bereiken de meeste dieren eerst in februari-maart-april het zoete water. Natuurlijk rijzen er vragen: waarom gaan stekelbaarzen in de winter naar zee? Waarom keren ze terug? Hoe is het mogelijk dat ze zowel in zee- als in zoet water kunnen leven? Juist het feit dat veel stekelbaarzen ook in zoet water plegen te overwinteren geeft te denken over de noodzaak van de trek naar zee. Maar niettemin is het wel zeker dat het goed is voor de vis om een periode van het leven in zeewater door te brengen, misschien alleen al omdat in zeewater, zeker in de winter, meer en gevarieerder voedsel voorhanden is dan in zoet water. Daarbij komt dat zeewater niet snel bevriest en ook lang niet zo koud wordt als zoet water, zeker als zoet water in ondiepe slootjes. Toch hebben wij in het laboratorium uit normaal naar zee trekkende dieren jongen gekweekt die in het laboratorium overwinterden, dat wil zeggen, daar voortdurend onder

lente-conditie gehouden werden zonder dat dat duidelijk nadelige gevolgen had voor de vissen. Niettemin worden ze dan nooit zo groot en mooi als wanneer ze in de natuur opgroeien en in zout water hebben verkeerd.

Zowel het weggaan uit als het terugkeren naar het zoete water wordt geïnduceerd door het korter worden respectievelijk het lengen van de dagen. De hormonenbalans wordt daardoor zodanig beïnvloed dat in voorjaar trek naar zoet water en in najaar trek naar zout water wordt geïnduceerd.

Nestbouwfase

Als de stekelbaarzen zijn teruggekeerd in het zoete water, zonderen mannetjes zich telkens af uit de vaak al kleinere, over diverse sloten en plassen en beken verspreide scholen. Die mannetjes komen langzaam ‘op kleur’. Dat wil zeggen: eerst kleurt de iris van het oog zich lichtblauw en de onderzijde van het lichaam wordt gaandeweg roodachtiger. Maar vaak is er, als er noch aan oog noch aan onderlichaam iets te zien is, al een fijn rood randje te zien aan de binnen-onderzijde van de bek van het mannetje als men voorzichtig het bekje van de stekelbaars openmaakt. Is eenmaal de onderkant van de keel rood dan kan de kleur zich over de onderzijde van de flanken uitbreiden terwijl de rug dan groenblauw kan worden. Ook wordt dan vaak de gehele iris blauw. Maar de intensiteit van de kleur rood van het lichaam is steeds weer aan verandering onderhevig en is daardoor een betrouwbaar signaal voor de ervaren onderzoeker om aan af te lezen hoe het met de seksuele excitatietoestand van het visje gesteld is. Als een mannetje schrikt, kan hij in een oogwenk van kleur verschieten, donker worden. Die veranderingen kunnen zo snel plaatsvinden omdat de erytroforen in de huid, die bij expansie de kleur rood veroorzaken, zich ook snel weer kunnen samentrekken.

Op kleur komen is uitsluitend een zaak van de mannetjes: de vrouwtjes blijven zilvergrijs, lichte onderzijde, donkerder rugzijde en vaak ook met dwarse grillige strepen.

In de nestbouwfase is het mannetje nog maar zelden zo mooi op kleur als later wanneer het nest gereed is, maar er nog geen eieren in aanwezig zijn. In de nestbouwfase besteedt het mannetje zijn tijd aan twee zaken: het bouwen van het nest en het verdedigen van het territorium tegen indringers.

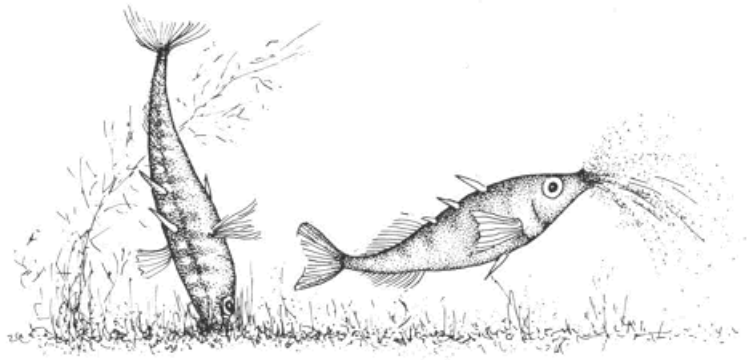
Het bouwen van het nest verloopt doorgaans op een wijze

alsof een strak programma is voorgeschreven. Plaats je een stekelbaars in een leeg aquarium dan kun je een en ander heel goed waarnemen. Het dier begint altijd met rondzwemmen, verkent eerst de gehele ruimte en zal pas gaandeweg steeds meer belangstelling voor de bodem gaan tonen. Aan het rondzwemmen gaat vaak nog een fase vooraf waarin het dier niet anders doet dan op en neer zwemmen achter de ruit van het aquarium, gedrag dat wij aangeduid hebben met de term ‘fladderen’.

Waar een dier zijn nestplaats zal kiezen is slechts zelden van te voren te voorspellen; sommige vissen bouwen het liefst op een open plek waar geen waterplanten in de buurt staan, andere prefereren een plaatsje aan de voet van hoornblad of waterpest of krabbescheer. Hoe het dier zijn nestplaatsje kiest hangt wel af van de aanwezigheid van een rivaal op zichtbare afstand. Sommige dieren bouwen bij voorkeur op de grootst mogelijke afstand van de rivaal, andere gaan juist graag zo dicht mogelijk bij het nest van de ander hun eigen nest bouwen mits het nest van die ander door waterplanten van een soort van natuurlijke afgrenzing is voorzien. Een rivaal heeft zowel een afstotende en een aantrekkende werking en welke van beide tendensen zal overwegen is vooral afhankelijk van de beplanting.

Maar of er nu al dan niet een rivaal aanwezig is, de stekelbaars zal altijd beginnen met het op allerlei plaatsen ophappen van zand. Daar we bij de bestudering van het gedrag vaak snel veel gedragingen achter elkaar moeten registreren, hebben we een heel stelsel van afkortingen geïntroduceerd om het gedrag te beschrijven. Hapt zand is haza. Na hapt zand volgt altijd het uitspugen van het zand op een andere plaats dan het werd opgehapt (spuugt zand: spuza). Het mannetje zal een heel aantal keren zand happen op verschillende plaatsen, maar na verloop van tijd zal het zich geleidelijk aan concentreren op één plaats. Steeds vaker zal hij alleen daar zandhappen en steeds vaker ook ziet men dat hij na het zandhappen wegzwemt naar hetzelfde plekje en het daar weer uitspuwt (zie afb. 18). Soms kan hij hele afstanden afleggen met een bek vol zand.

De haza-spuza wordt nu met grote regelmaat beoefend en het gevolg daarvan is dat er een kuiltje in het zand ontstaat. Als men een dergelijk kuiltje dichtgooit zal de stekelbaars haast altijd op dezelfde plaats een nieuw kuiltje uitgraven. Je kunt het kuiltje dan nogmaals dichtgooien, ja, dat wel een keer of vijf herhalen en steeds zal de stekelbaars op dezelfde plek een nieuw kuiltje graven. Heeft hij echter zo'n vijfmaal

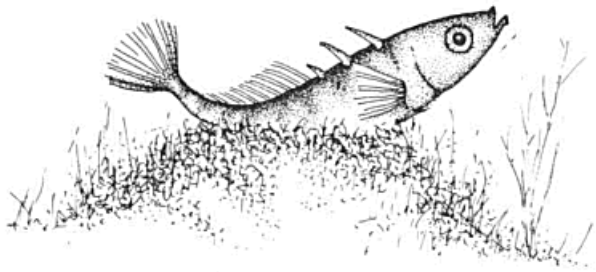


Afb. 18. Hapt zand, spuugt zand

een kuiltje gegraven en gooi je het elke keer weer dicht dan is de kans groot dat hij direct op het zand begint te bouwen. Een kuiltje is dus niet strikt nodig voor de nestbouw, een stekelbaars kan zonder, maar doet het liefst met.

Vaak al tijdens het zandhappen en zeker nadat het kuiltje klaar is, zal de stekelbaars allerlei plukjes alg in het aquarium met de bek oppakken en weer uitspuwen. Wij noemen dit gedrag: toetst materiaal of toetst alg. Soms wordt de alg in de bek naar het nest gebracht, vaak wordt het plukje alg of direct of na enige tijd weer uitgespuwd (spuwt alg). Ook in dat geval zal de stekelbaars zich veelal concentreren op één plek, daar wordt dan steeds de alg vandaan gehaald. Meestal is het zo dat na het graven van het kuiltje het gedrag vrij monotoon wordt: alg halen op één bepaald plekje, alg brengen, toevoegen aan het nest in aanbouw, vastplakken, alg halen op hetzelfde plekje. Vreemd is daarbij dat de driedoorn bij voorkeur de alg van ver haalt. Al hangen duizelingwekkend mooie en fijne draadjes alg in de planten dicht bij het kuiltje, hij zal verderop alg gaan zoeken. Waarom? Wij weten het nog niet.

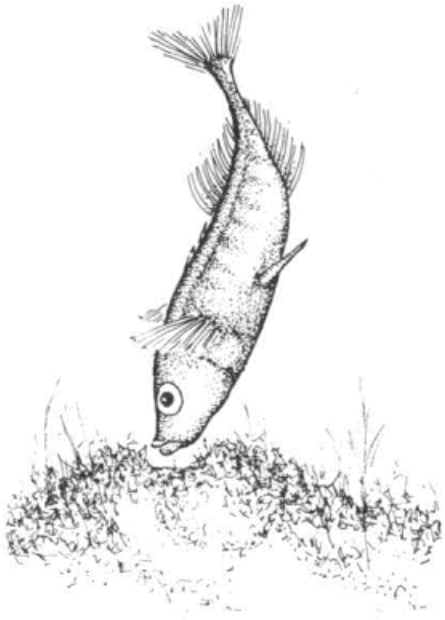
De bruikbare alg wordt in het kuiltje gedeponeerd en dan volgt daarbij een zeer belangrijke gedragshandeling: *plakken* (zie afb. 19). Tijdens het plakken scheidt de stekelbaars een lijmachtige substantie af in de vorm van een draad. Deze plakdraad wordt aangemaakt door de nieren. Met deze plakdraad kit de stekelbaars de plukjes alg aan elkaar. Dat plaksel is bepaald goede lijm: de alg wordt er uitstekend mee bij elkaar gehouden wat, zeker als een vrouwtje met fors geweld het nest inkruipt, ervoor zorgt dat het nest niet verwoest wordt. De stekelbaars kan op een paar manieren plakken. Hij kan simpelweg recht over het nest in aanbouw



Afb. 19. Plakken

Afb 20. Cirkelplak

glijden van voor naar achter: een gewone plak. Hij kan ook beginnen met in rechte lijn over het nest te plakken, zich daarna echter keren tijdens het plakken en terugkomen, waarna vaak nog een wending en een plak in rechte lijn volgt zodat de stekelbaars een acht beschrijft over het nest: we noemen dat een *cirkelplak* (afb. 20). Als de stekelbaars tijdens de bouw plakt, drukt hij het achterlijf krachtig tegen de alg aan en glijdt, al drukkend, over het nest in aanbouw (zie afb. 19). Later, als het nest klaar is, kan hij ook plakken zonder dat het achterlijf zo krachtig in aanraking komt met de alg. Daarom noemen we de plak waarbij zoveel druk op de alg wordt uitgeoefend heel toepasselijk een ‘bouwplak’. Een aardig aspect van het plakken is dat het zo'n onmiskenbaar duidelijke en met geen enkele andere handeling te verwarren gedragshandeling is. Zulke gedragspatronen heeft de stekelbaars meer en dat is één van de redenen waarom dit dier zo geschikt is voor gedragsonderzoek. Je weet bijna altijd precies wat de stekelbaars doet en bovendien zijn alle onderzoekers het met elkaar eens over de benaming en de onderscheiding van het gedrag in juist die gedragspatronen. Een ander interessant facet van het plakken is dat het gedrag zo plotseling begint en zo abrupt eindigt, namelijk met het los en omhoog komen van het lichaam van het nest. Ook dat is in het algemeen typerend voor de stekelbaars: de bewegingen die het dier uitvoert zijn



Afb. 21. Stampen

hoekig, hebben een opvallend duidelijk begin en einde, gaan niet geleidelijk in elkaar over zoals bij zoveel andere dieren. Het gevolg daarvan is dat je met behulp van een stopwatch heel precies kunt meten hoe lang een bepaalde gedragshandeling duurt en ook dat maakt de stekelbaars tot een buitengewoon geschikt onderzoeksobject.

Behalve het plakken is ook nog een andere gedragshandeling waar te nemen: *stampen* (afb. 21). Het dier drukt met zijn snuit de aangebrachte alg tegen de reeds aanwezige alg. Hij stampt vaak echt de plukjes alg in elkaar, meestal voordat hij plakt. Bij het stampen staat hij onder een hoek van ca. 60 tot 90°, dat wil zeggen, soms volledig verticaal.

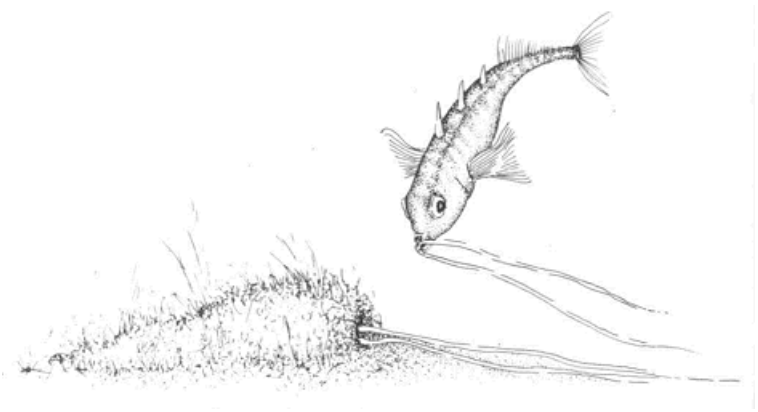
Als het nest zijn voltooiing nadert, zie je ook steeds vaker dat hij met de snuit in de alg boort. Dit *boren* vindt meestal plaats onder een andere, lagere hoek dan het stampen en is op grond daarvan en op grond van het feit dat het in de opening plaatsvindt van stampen te onderscheiden. Bovendien stampt de stekelbaars bovenop het nest terwijl hij echt boort in de alg. Het boren kan telkenmale wat dieper uitvallen zodat langzamerhand het begin van een tunnel in de hecht bij elkaar geplakte alg te zien is. Uiteindelijk komt er altijd een ogenblik waarop het boren overgaat in het doorkruipen (zie afb. 44). De stekelbaars kruipt door de aan elkaar geplakte alg heen zodat er een tunnel in de alg ontstaat. Hij verlaat het nest aan de achterzijde op een wijze die me altijd enigszins aan het slot van plakken doet denken. Dit doorkruipen markeert het einde van de nestbouwfase al zal de stekelbaars daarna zeker nog wel eens bouwhande-

lingen vertonen. Maar zodra het eerste doorkruipen in het nest heeft plaatsgevonden, is het in zoverre klaar dat hij nu in staat is een kuitrijp wijfje dat zijn territorium binnenzwemt naar het nest te leiden. Voordat het nest klaar is, dat wil zeggen, voordat de eerste doorkruip heeft plaatsgevonden zal hij een wijfje dat zijn territorium bezoekt verjagen op dezelfde wijze waarop hij een mannetje uit zijn territorium wegjaagt ook al is dat wijfje kuitrijp.

Hoewel de stekelbaars bij voorkeur met fijne, groene alg bouwt, kan hij ook heel andere materialen benutten. Zelfs van draadjes of geplozen touw of nylon dat in stukjes voorhanden is kan hij een nest bouwen. Soms bouwt hij een nest van zand als er niets anders is. Maar zo'n zandnest blijft een bron van zorg voor een mannetje. Een stekelbaars met een zandnest dat bestaat uit aan elkaar gelijmde korrels zand, blijft min of meer in de bouwfase steken, net als een dier dat te weinig goed materiaal tot zijn beschikking heeft. Maar zelfs in het meest kale aquarium is voor een stekelbaars nog wel iets aanwezig waarmee hij kan bouwen. Daarbij is het goed erop te wijzen dat stekelbaarzen beschikken over verbazend goede ogen, ze vinden echt het kleinste stukje alg nog wel. Ze kunnen ook op grote afstand kijken. Sta je tien meter van een aquarium dan word je zonder mankeren gesignaleerd. Dat heeft niet alleen het nadeel dat de dieren erg schuw worden van bewegingen die buiten hun bak te zien zijn, maar ook dat zo'n stekelbaars je soms zo goed kent dat je, als je 's morgens verschijnt om je experimenten te doen, voor het dier blijkbaar zo geassocieerd bent met het verschijnen van een wijfje dat hij zich, als hij je ziet, gedraagt alsof hij een wijfje ziet.

Het nest kan ook op een gladde bodem gebouwd worden of op een glasplaat of op een steen. Maar als er ergens zand is, zal de driedoorn niet snel elders bouwen al is het hoekje zand nog zo klein. Dat maakt het mogelijk om hem min of meer te dwingen op die plaats in het aquarium te bouwen waar je hem als onderzoeker wilt hebben. Alleen op die plek bied je zand aan. Elders zorg je voor een plastic bodem.

Behalve de al eerder genoemde handelingen kun je tijdens de bouwfase en ook later nog de volgende handelingen waarnemen. Is er eenmaal een duidelijke nestopening dan zal de stekelbaars niet zelden in verticale stand in die nestopening gaan staan. Nu kan of stampen in opening plaatsvinden of zuigen. Je kunt beide handelingen aan het vervolg van elkaar onderscheiden. Want als de stekelbaars gezogen heeft, zal hij na die handeling onmiddellijk het opgezogen



Afb. 22. Leidstengel brengen

zand uitspuwen. In zo'n geval wordt dus zand uit de nest opening weggezogen. Na stampen in opening volgt geen spuza.

In de laatste fase van de bouw zal een goede bouwer aan het nest zogenaamde leidstengels (zie afb. 22) toevoegen. Lange, smalle buisvormige stengeldelen of plantewortels worden opgepakt en naar het nest versleept waar zij voor een deel evenwijdig aan de lengteas van het nest in de tunnel worden gestopt. Een gedeelte van zo'n leidstengel steekt dus uit. Sommige nesten bezitten een waaier van leidstengels in de opening wat een mooie aanblik oplevert. Merkwaardig is dat veel stekelbaarzen een voorkeur hebben voor nauwelijks te verplaatsen of zelfs vastzittende stengels. Vaak zijn ze in de eindfase van de bouw of als het nest al klaar is (dus na de eerse doorkruip) bezig met het verslepen van heel lange stengels die ze telkens opnieuw in het nest proberen te stoppen, maar die er door de opwaartse druk van het water weer uitgedreven worden. Ook zie je wel dat het verslepen en weer loslaten van een stengel een handeling op zich wordt. Een enkele keer is een stekelbaars daar minutenlang mee bezig. Wij noemen dat *klooien*. Het klooien kan gedurende enige tijd al het andere gedrag remmen. Aan niet loszittende, maar wel als leidstengel geschikt lijkende plantedelen wordt doorgaans elke keer dat de stekelbaars voorbijzwemt, met grote kracht getrokken: *rukt stengel* of *rukt plant*.

Eén keer heb ik op een zondagmiddag een stekelbaars drie kwartier lang zien rondzwemmen met een klein stengeltje. Hij spuwde dat telkens weer voor zich uit en apporteerde het vervolgens. Spelgedrag? De meningen daarover zijn

verdeeld. Degenen bij ons die het niet gezien hebben, ontkennen dat het spelgedrag kan zijn geweest (spelgedrag komt bij vissen, voorzover men weet helemaal niet voor) maar Don Jenny, een Amerikaanse stekelbaarskenner met wie ik drie kwartier naar dit gedrag heb gekeken, zei telkens vol eerbied: ‘He is playing’.

De seksuele fase

Na die eerste doorkruip in het gereedgekomen nest volgt nu de zogenaamde seksuele fase. Deze fase kan heel kort duren; direct na de doorkruip kan een wijfje het territorium binnenzwemmen, hij kan tegen haar baltsen, zij kan volgen en als een en ander eindigt met het afleggen van de eieren is de seksuele fase afgelopen. Maar zo snel gaat het meestal niet. De seksuele fase eindigt als het mannetje eieren in zijn nest bevrucht, net zoals de bouwfase eindigt met een doorkruip.

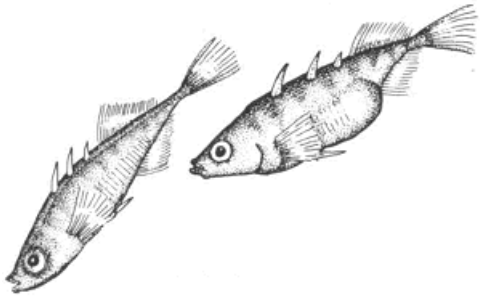
Hoewel ook de bouwfase zeer verschillend van duur kan zijn (van een uur of drie tot een dag) is er toch altijd sprake van nestbouw binnen vierentwintig uur. De seksuele fase kan veel langer duren, tenminste in het laboratorium. Hoe lang de seksuele fase in de natuur kan duren weet ik niet. Bijna iedere stekelbaars evenwel die in het laboratorium in het bezit is van een nest maar geen vrouwtje te zien krijgt, zal na een week of twee elders een nieuw nest gaan maken. Waarschijnlijk gebeurt dat in de natuur ook. Stel dat je je als man hebt gevestigd in een hoekje van een sloot ‘where females fear to tread’ dan is het niet verstandig om daar te blijven zitten. Zonder vrouwtje geen eieren en zonder eieren geen nakomelingen. Dan is het beter om elders een nieuw nest te bouwen al kost dat tijd. En zoveel tijd is er niet voor nodig want de gemiddelde stekelbaars bouwt in vier uur een nest. Ook in het laboratorium zie je vaak dat stekelbaarzen hun nest verplaatsen, soms in heel letterlijke zin: de alg van het oude nest wordt gebruikt als bouwmateriaal voor het nieuwe nest.

Je kunt herbouw van het nest voorkomen door een mannetje dagelijks of in ieder geval een paar maal per week even een vrouwtje te laten zien. Dan zal hij zijn nest niet verplaatsen en kan hij op zijn minst een maand in seksuele fase blijven en soms veel langer. Eén van mijn proefdieren heb ik wel 6½ maand in seksuele fase weten te houden al heb ik daar dan ook wel heel wat vrouwtjes in glazen buizen voor

moeten versjouwen. Je kunt zo'n vrouwtje namelijk niet gewoon loslaten in een aquarium met een mannetje in seksuele fase. Als zij kuitrijp is, kan het afleggen van de eieren en de bevruchting heel snel plaatsvinden. En dan heeft men noch een vrouwtje noch een proefdier in seksuele fase meer. Daarom bieden wij de vrouwtjes aan in een brede, glazen buis. Zoals al eerder werd vermeld wordt een vrouwtje opgespoord met behulp van een zoekman waarna zij gevangen wordt met een vangklok, een glazen buis in de vorm van een tabakspijp (maar veel groter). Vangklokken zijn buitengewoon prettige apparaten. Anders dan een net beschadigen ze de vis niet en je kunt de vis in water vervoeren. In een net is de vis altijd enige tijd op het droge als je van het ene aquarium naar het andere wandelt. Een kuitrijp wijfje dat we aan een mannetje willen tonen gieten we voorzichtig van de vangklok in een glazen buis en deze buis plaatsen we nu in het aquarium van het mannetje dat in seksuele fase verkeert. Wat er daarna te zien valt, is iedere keer weer een lust voor het oog. Zodra een mannetje het vrouwtje waarneemt, schiet hij in haar richting. Met zijn snuit stoot hij tegen de glazen buis en als zij daarop toewendt, zal hij zigzaggen. Als hij al eerder vrouwtjes aangeboden kreeg in een glazen buis, vindt de eerste benadering reeds plaats in de vorm van een zigzagdans. Ja, hij kan al beginnen met zigzaggen als hij de buis in de verte maar ziet en bij een stekelbaars die herhaaldelijk vrouwtjes in buizen heeft gezien is de aanbieding van een lege buis al voldoende om zigzagsprongen op te roepen. We zouden de zigzagdans kunnen beschrijven als een serie sprongen die de stekelbaars maakt in de richting van het vrouwtje. Elke zigzag zouden we dan, zoals in het verleden vaak gedaan is, kunnen zien als een sprong bestaande uit een ‘zig’ en een ‘zag’. De sprong zou zijn ontstaan danken aan het feit dat de stekelbaars het vrouwtje enerzijds wil aanvallen, maar anderzijds ook al naar het nest wil geleiden. Is hij afgebogen in de richting van het nest, als eerste begin van leiden dan neemt, daar de afstand tot het vrouwtje nu weer groter is dan zoëven, de neiging om haar aan te vallen toe. Als hij haar dan benadert, wekt zij door haar baltshouding de neiging tot terugkeer op: hij buigt af. In schema komt dat er als volgt uit te zien (zie afb. 23). Het zigzaggen zou, zo beschouwd, een mooi voorbeeld van ambivalent gedrag zijn: er is sprake van seksuele en agressieve activatie in verschillende mate op snel op elkaar volgende momenten en ziedaar: de zigzag. Dit lijkt zo'n mooie interpretatie: de zigzag is dan een gerituali-

Afb. 23. Schema van zigzaggen

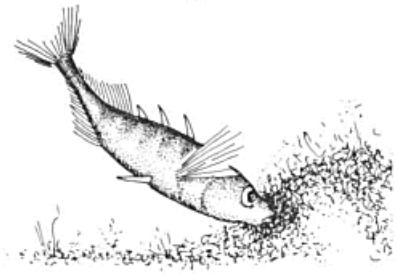
seerde beweging die in de loop van de evolutie zou zijn ontstaan uit twee afzonderlijke handelingen: aanval in rechte lijn van het nest af naar de indringer, terugkeer van de indringer naar het nest als onderdeel van het seksuele gedrag. Een betere beschrijving van het eventuele ontstaan van zigzaggen is stellig moeilijk te geven, maar als je met behulp van een video-recorder een serie zigzaggen opneemt, ze zeer vertraagd afspeelt en elke beweging uittekent en op papier brengt, komt er echt niet zo'n mooi beeld tevoorschijn als het schema geeft. Integendeel: al die sprongen naar zo goed als alle kanten doen zich aan je voor als een chaos waarin nauwelijks enige ordening te bespeuren valt. Het enige dat je vooralsnog zeggen kunt is dat de stekelbaars inderdaad een serie gecompliceerde sprongen uitvoert en dat hij zich tegelijkertijd al springend beweegt van het nest naar het vrouwtje. Toch lijken die sprongen, als je ze bekijkt, op zigzaggen, dat wil zeggen op sprongen naar voren en naar opzij en je kunt ze ook stuk voor stuk tellen.



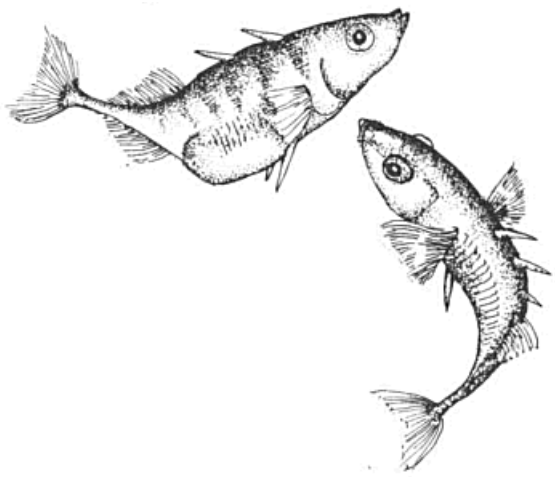
Afb. 24. Leiden

Ook is het waar dat een agressief gemotiveerde stekelbaars een baltsend vrouwtje veel rechtlijniger benadert dan een sterk seksueel gemotiveerde stekelbaars (we kunnen de motivatie meten aan het gedrag op het nest). De zigzaggen worden ondieper naarmate het dier aggressiever is en de kans op bijten na een ondiepe serie zigzaggen is veel groter terwijl tegelijkertijd de kans op terugkeer naar het nest in de vorm van de nog te beschrijven leidbeweging kleiner is. Wees gerust: het onderzoek staat niet stil. Geef ons veel geld en dure filmapparatuur en over tien jaar zullen wij precies kunnen zeggen wat een zigzag is.

Hoe het ook zij, zeker is dat de stekelbaars op een bepaald moment dicht bij het vrouwtje in het water staat. Nu kan er van alles gebeuren. Als zij zich in een glasbuis bevindt zal hij vaak aanstoten tegen de buis of zigzaggen naar het vrouwtje. Daarna kan hij zich omwenden en terugkeren naar het nest. Eén mogelijkheid is dat hij heel snel terugzwemt naar het nest en daarbij een boog beschrijft, hij gaat dan dus niet rechtlijnig naar het nest. In dat geval is het de bedoeling dat het vrouwtje volgt. Die snelle, boogvormige beweging noemen we *leiden* (afb. 24). Een vrouwtje in een glazen buis kan evenwel niet volgen. Niettemin zie je vaak leiden optreden. Is het leidende maar niet door een vrouwtje gevolgde dier bij het nest aangekomen dan zijn de volgende gedragshandelingen te verwachten: hij boort in de nestopening en vervolgens waaiert hij (afb. 25) of kruipt hij door. Als hij boort en waaiert, kan daarna ook plakken volgen; als hij doorkruipt niet. Na doorkruipen volgt altijd stampen want door de doorkruip is het nest opgebold en hij stampt die bolling weer omlaag. Na het plakken of stampen volgt weer een serie zigzaggen in de richting van het vrouwtje, weer een terugkeer naar het nest en opnieuw bijvoorbeeld boren, waaieren en plakken. Na een doorkruip zal niet zo spoedig een tweede doorkruip volgen.



Afb. 25. Waaieren



Afb. 26. Zigzaggen van mannetje en baltshouding van vrouwtje

Het heen en weer pendelen kan urenlang doorgaan. Daarbij is allerhande variatie waar te nemen in het gedrag, maar de *pendelbalts* blijft gehandhaafd. De gedragingen op het nest tijdens de pendelbalts zullen zo dadelijk nader bekeken worden.

We beginnen nog eens bij het benaderen. Als de driedoornman zigzaggend aankomt en met de bek tegen de buis stoot, is hij toch enigszins agressief gemotiveerd. Baltst zij goed terug - en dat goed baltsen bestaat niet alleen uit de goede houding aannemen (zie afb. 26), maar ook uit trillende bewegingen en telkens toewenden van de kop naar de zigzaggende of aanstotende man - dan zal hij vaak snel terugzwemmen in de richting van het nest, maar halverwege blijven staan en zich omkeren: dat noemen we draait en staat (*drast*). Er is een grotere kans op drast als de man heeft aangestoten, drast volgt zelden als de man alleen maar heeft gezigzagd. Na goed zigzaggen is juist de kans veel groter dat leiden zal volgen. Zelfs als de man vertrekt van zijn nest kunnen we al zeggen of er meer kans is op zigzaggen plus leiden dan op zigzaggen met aanstoten plus drast want als de man heeft geplakt op het nest is hij seksueler gemotiveerd

dan wanneer hij dat niet heeft gedaan. Na een plak is er een grotere kans op zigzaggen plus leiden dan na alleen maar waaieren of alleen maar boren.

Na drast is er een grote kans dat de man vervolgens weer zigzaggend in de richting van het vrouwtje zal gaan. Daarna kan aanstoten en nogmaals drast volgen, of zigzaggen plus aanstoten plus langzaam naar het nest zwemmen. Want behalve leiden en drast is er nog een derde mogelijkheid: het mannetje kan terugzwemmen naar het nest, na een zigzagdans met al of niet aanstoten, zonder dat hij leidt. Wat er dan op het nest gebeurt is ook weer sterk afhankelijk van wat er daarvoor gebeurd is. Na leiden volgt zelden plakken, maar boren, waaieren en/of doorkruipen kunnen optreden. Is het dier daarentegen een beetje agressief (te zien aan het aanstoten) dan kan soms juist wel plakken volgen en die handeling effectueert of begeleidt (wat het is weten we nog niet) een eigenaardige omslag in het gedrag: na plakken is een opleving van de seksuele motivatie waar te nemen. Datzelfde is ook het geval na doorkruipen, maar die handeling wordt lang zo vaak niet uitgevoerd als plakken.

De belangrijkste handelingen die tijdens deze zogenaamde pendelbalts op het nest kunnen worden uitgevoerd zijn boren, waaieren, plakken, stampen en doorkruipen. Deze handelingen verdienen nadere aandacht. Bij het boren steekt de driedoorn de snuit in de opening van het nest. Hij kan dat eenmaal, tweemaal of zelfs vaker doen. Meestal begint vlak daarna of zelfs al op hetzelfde moment het waaieren. Bij waaieren staat de stekelbaars vlak voor de opening van het nest onder een hoek van 35 tot 45°. De staart en het achterste deel van het lichaam bewegen zodanig dat de vis snel vooruit zou zwemmen als de borstvinnen niet zodanig bewogen dat het dier stil blijft staan. Als gevolg hiervan ontstaat er een waterstroom die door en over het nest heenspoelt. De borstvinnen slaan alternerend met de staartvin. Als de rechterborstvin naar voren beweegt, beweegt de staartvin naar links. De amplitudo van elke staartslag is 3 tot 4 mm. Een heel enkele keer zie je wel eens dat de stekelbaars zomaar in het aquarium waaiert zonder dat hij in de buurt is van het nest, dat noemen we vacuüm-waaieren en ook vrouwtjes kunnen vacuüm-waaieren een heel enkele keer vertonen. In de broedzorgfase is het waaieren heel effectief want het zorgt voor de vervanging van koolzuurrijk water door zuurstofrijk water. In de seksuele fase dient het waaieren ogenschijnlijk nergens voor, maar Sevenster heeft in een schitterend proefschrift aannemelijk gemaakt

dat het waaieren in deze situatie moet worden opgevat als een oversprongbeweging. Oversprongbewegingen treden op in situaties waarin tegelijkertijd twee gedragssystemen geactiveerd zijn, bijvoorbeeld de neiging tot aanvallen en de neiging tot vluchten. Twee van zulke gedragssystemen kunnen elkaar dan wederzijds remmen. Daardoor valt de remming op een derde gedragssysteem weg zodat handelingen uit het repertoire van dat derde gedragssysteem kunnen optreden. Als de stekelbaars op zijn nest is, is hij tegelijkertijd sterk seksueel en sterk agressief gemotiveerd zoals Sevenster bewezen heeft. Agressie en seksualiteit remmen elkaar over en weer waardoor het gedragssysteem waaieren ontremd wordt: dat zal dan optreden.

Het plakken is al beschreven, maar het plakken tijdens de balts wijkt daar in zoverre van af dat de stekelbaars lang niet zo krachtig het onderlijf tegen het nest drukt. Dit noemen we een seksuele plak. Een cirkelplak als beschreven op pag. 33 is in deze situatie een grote zeldzaamheid.

Het doorkruipen - een handeling die ik sinds 1 februari 1966 bestudeer - wordt haast altijd voorafgegaan door boren. De driedoorn steekt de snuit in de opening, boort en slaat dan plotseling krachtig met de staart heen en weer en worstelt zich door de nesttunnel naar binnen. Eenmaal in het nest worden de staartslagen minder fel, de driedoorn voert ze langzamer en met grotere tussenpozen uit. Daarna verlaat hij, steeds slaande met de staart, het nest op een wijze die sterk aan het beëindigen van het plakken doet denken. Hij keert bijna altijd dadelijk na doorkruipen terug naar de nestopening en nu volgt het in elkaar stampen van het opgebolde nest. Op doorkruipen zal ik in de hoofdstukken vijf en zes nog uitvoerig terugkomen.

Vrouwtje los

Alles wordt anders als het vrouwtje niet in een glazen buis wordt aangeboden, maar los het territorium binnenzwemt. Je zou zodoende kunnen beweren dat zo'n glazen buis iets kunstmatigs is dat zich in de natuur nooit zal voordoen. Dat is echter een zeer voorbarige conclusie. Vaak heb ik in een slootje bij het dorp Maasland gezien hoe kleine groepen vrouwtjes aan de oppervlakte van het water voorbij zwommen terwijl de mannetjes in hun respectievelijke territoria één voor één baltsten naar zo'n voorbijkomend schooltje zonder dat de balts succes had. Aangezien de vrouwtjes

voortdurend heen en weer zwommen ontstond inderdaad een *pendelbalts* bij de mannetjes want zij werden telkens weer geconfronteerd met een seksuele stimulus zonder dat volgen van de vrouwtjes het zigzaggen van de mannetjes bekroonde.

Maar of het vrouwtje nu los is of niet, de eerste benadering van het mannetje is niet altijd dezelfde. Hij is of agressief of meteen al seksueel gemotiveerd, al naar gelang zijn voorgeschiedenis. Is hij bij het vrouwtje aangekomen en heeft hij haar aangestoten dan zijn er drie mogelijkheden: zij vlucht, zij blijft staan maar neemt niet de baltshouding aan, zij blijft staan en neemt wel de baltshouding aan (zie afb. 26). Ook kan zij, dadelijk de baltshouding aannemend, meteen beginnen met het volgen van het mannetje, welke beweging hij ook maakt. Als zij vlucht, jaagt hij op haar en meestal verdwijnt ze dan sneller uit het territorium dan zij erin gekomen is. Als zij blijft staan zonder de baltshouding aan te nemen, stoot hij haar of opnieuw aan of begint hij te zigzaggen en in ieder geval gaat hij na verloop van tijd terug naar het nest. Dat zal hij ook doen wanneer zij de baltshouding aanneemt. Maar als zij volgt, geraakt hij in conflict. Wat er dan gebeurt is eigenlijk hoogst merkwaardig en bovendien ogenschijnlijk nogal onhandig. Het doet zich ook alleen maar bij de driedoorn stekelbaars voor, bij de andere soorten zie je het niet. Het mannetje wil na het aanstoten naar het nest om daar enige nesthandelingen uit te voeren, maar het is niet de bedoeling dat zij hem nu al volgt tenzij het heel toevallig zo uitkomt dat zij het territorium binnenzwemt nadat de stekelbaars even daarvoor geplakt of doorgekropen heeft (dat gebeurt echter hoogst zelden) want hij is nog te agressief dan dat hij al in staat zou zijn haar de nestopening te tonen. Die agressie moet hij eerst wegplakken (zo mag ik dat niet zeggen, dat is wetenschappelijk niet verantwoord maar toch lijkt het daar precies op). Om nu te voorkomen dat zij meegaat naar het nest, begint hij om haar heen te zwemmen in een gekantelde stand en wel zodanig dat de inmiddels opgerichte rugstekels naar het vrouwtje wijzen. Het lijkt wel of hij haar met die stekels wil *prikken* en zo wordt die handeling dan ook genoemd. Als zij niettemin hardnekkig volgt wat in deze situatie wil zeggen dat zij niet veel anders doet dan zijn cirkel met haar cirkel beantwoorden (ze zorgt er doodgewoon steeds voor dat haar kop meedraait met zijn lichaam) gaat hij om haar heen zwemmen, zodoende inderdaad een cirkel beschrijvend. Vaak zal hij nu op het moment dat zij met haar kop

van het nest afgewend staat, zijn beweging plotseling versnellen en naar het nest toeschieten. Hoe rijper zij is, des te meer kans dat zij zich niet zo zal laten verschalken, maar bliksemsnel draait en hem toch volgt. Dan begint opnieuw het moeizame prikken. Soms lukt het hem inderdaad haar te laten staan in baltshouding met van het nest afgewende kop en dan kan hij naar zijn nest zwemmen om nesthandelingen uit te voeren. Als dat niet lukt, wordt hij gaandeweg steeds agressiever en kan het zelfs zover komen dat hij haar begint te bijten en wegjaagt. Dit alles kan soms heel lang duren. Hij moet nu eenmaal eerst naar het nest en daar met name plakken of doorkruipen voordat hij haar kan leiden (afb. 24).

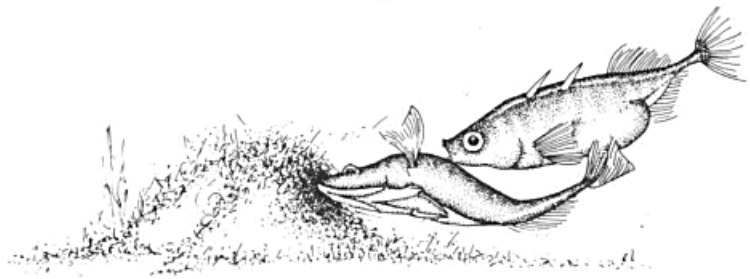
Hoe (schijnbaar?) onhandig dit alles is blijkt pas goed als er een derde in het spel komt. Als een mannetje namelijk, al prikkend en zwemmend, het vrouwtje eindelijk in een hoek van zijn territorium heeft achtergelaten en naar het nest zwemt, gebeurt het niet zelden dat de buurman toeslaat terwijl hij boort, waaiert en plakt. Die buurman zigzagt naar het vrouwtje dat even over de grens nog wel onbereikbaar voor hem is, maar op zijn nadering uit de verte al reageert met toezwemmen zodat de eerste man haar voorlopig kwijt is. Nu echter raakt de buurman in conflict. Ook hij moet eerst een nestbezoek plegen voor hij tot leiden in staat is. De inmiddels van vrouw beroofde man heeft ondertussen geplakt en komt naderbij. Hij moet toezien hoe zij in andermans territorium vergeefs probeert te volgen en via prikken daarvan afgehouden wordt. Nu zou het mooi zijn als de tweede man, zodra hij naar het nest gaat, de vrouw weer verliest aan de eerste man die nu wel kan leiden. Maar die eerste man heeft nu al weer al te lang geleden geplakt of doorgekropen en zal, als hij al in staat is haar terug te lokken naar zijn territorium ook eerst weer het nest moeten bezoeken voordat hij kan leiden. Veel vaker zie je trouwens dat het vrouwtje nu naar een derde man toezwemt die ook in ernstige verlegenheid geraakt. Net als zijn twee voorgangers moet ook hij eerst prikken. Het gevolg van dit alles is dat juist een kuitrijp wijfje vaak grote moeite heeft een geschikte man te vinden.

Werkelijk, het kan soms zo lang duren voor zij een leidende man kan volgen dat het klamme zweet je in de handen staat. Het is een vreemd, onhandig onderdeel van de balts, dit verplichte nestbezoek vóór leiden, want het leidt vaak tot verlies van een vrouwtje. Ik heb nooit goed kunnen begrijpen waarom de balts zo georganiseerd is. Het zou veel

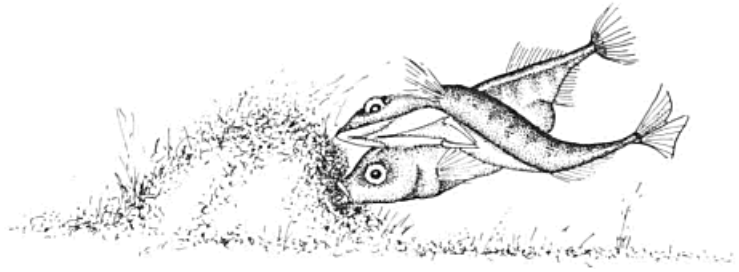
efficiënter zijn geweest als de driedoorn, net als de andere soorten stekelbaarzen, direct tot leiden in staat zou zijn. Het levert dadelijk het probleem op: waarom moet hij eerst die nesthandelingen en speciaal plakken of doorkruipen uitvoeren? Je kunt zeggen: omdat hij te agressief is. Maar dat verplaatst het probleem: waarom is hij zo agressief, net iets te agressief? Het was toch heel goed denkbaar geweest dat in de loop van de evolutie of een stekelbaars zou zijn ontstaan die kan leiden ook al is hij enigszins agressief, of één die niet zo agressief reageert op het eerste binnenkomen van het vrouwtje. In beide gevallen zouden heel wat willige vrouwtjes dadelijk hun eieren hebben kunnen afleggen. En alleen al dat ‘dadelijk’ is winst. Want een prikkend, helderrood gekleurd mannetje en een zilverglanzend vrouwtje zijn opvallende verschijningen, zeker samen, juist voor predatoren! Er moeten redenen zijn waarom de balts zo georganiseerd is, want de evolutie levert nooit iets af dat inderdaad gemakkelijk verbeterd kan worden. Waarschijnlijk is hij zo agressief om te voorkomen dat hij een indringer naar zijn nest zou leiden. Een Engelse onderzoeker, die enige tijd in ons laboratorium werkzaam was, was van mening dat de stekelbaars eerst even naar het nest terug moet om te kijken of het ondertussen niet zodanig beschadigd is dat hij het vrouwtje niet meer kan leiden. Op zich een plausibele veronderstelling al zal in de natuur beschadiging van het nest niet spoedig te verwachten zijn. Maar vreemd blijft dan wel dat alleen de driedoorn terug gaat om te kijken of zijn nest nog wel in orde is voordat hij leidt en de andere soorten die toch ook allemaal een te beschadigen nest bezitten, niet. Toch heeft de Engelsman allerlei experimenten uitgevoerd om te zien of er inderdaad sprake is van terugkeer naar het nest met het doel het te controleren op beschadiging. Hij begon met zelf kleine beschadigingen aan te brengen. Later gooide hij grote slakken op het nest. Niets evenwel was in staat de stekelbaars uit zijn gewone routine te halen van zigzaggen - naar het nest zwemmen, gedragshandelingen daar uitvoeren en opnieuw zigzaggen, behalve een slak in de nestopening. Zo'n slak werd, mits hij niet te groot was met een geroutineerd gebaar met de bek opgepakt en verderop weer uitgespuwd waarna opnieuw zigzaggen volgde. De Engelsman is na zijn vergeefse experimenten weggegaan en zei bij zijn vertrek dat zijn theorieën wel juist waren, maar dat ze met onze stekelbaarzen helaas niet bewezen konden worden.

Overigens kan het voorkomen dat een vrouwtje zo hard-

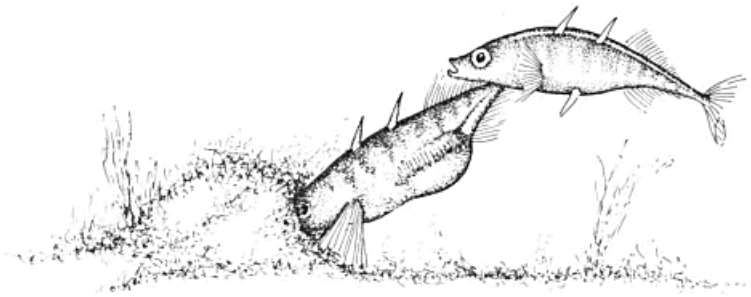
nekkig volgt dat het mannetje, hoezeer hij ook zijn best doet, haar niet van volgen kan afhouden. Vaak gebeurt het dan dat mannetje en vrouwtje steeds dichter bij het nest komen waarbij het mannetje maar steeds blijft prikken. Eenmaal bij het nest kan het prikken dan plotseling overgaan in tonen waarbij in dat geval heel goed te zien is hoeveel beide gedragshandelingen op elkaar lijken. Want bij tonen (zie afb. 27-29) ligt de stekelbaars voor de nestopening op zijn zij met de rug naar het vrouwtje toegewend. Maar zoiets gebeurt niet vaak. Meestal wordt toch eerst de cyclus: zigzaggen (hij), baltshouding (zij), prikken (hij), blijven staan (zij), nestbezoek (hij), zigzaggen (hij), leiden (hij), volgen (zij), tonen (hij) afgewerkt. Bij het tonen heeft hij de kop wel naar de opening toegewend, maar vaak is de kop iets voor en boven de opening aanwezig. Zij moet toch, geloof ik, min of meer op eigen kracht, de opening vinden. Ze zal nu, altijd langs en vaak ook onderlangs zijn rug, in het nest kruipen (afb. 28). Dit is steeds een groots moment. Het inkruipen gaat gepaard met veel geweld, het gehele nest is in beweging en bolt op en achter uit het nest wolkt het zand omhoog. Zodra zij inkruipt, houdt hij op met tonen. Hij staat boven de nestopening (zie afb. 29) en beweegt - passief - schokkend in het water op en neer op de door het inkruipende vrouwtje veroorzaakte golving (zo lijkt het tenminste, echt goed geanalyseerd is dit onderdeel van de balts nog niet). Zodra zij in het nest ligt, siddert hij met snelle stootjes op haar staartwortel (zie afb. 30). Zij legt nu de eieren af, hetgeen in de eerste plaats te zien is aan het omhoog komen van de staart en in de tweede plaats aan het verschijnen van de eieren. Vervolgens kruipt zij uit het nest, hij volgt haar onmiddellijk en bevrucht de eieren door het uitstoten van sperma (zie afb. 31). Daarna jaagt hij haar weg. Dat laatste lijkt wreed, maar is te verklaren uit het feit dat er anders een goede kans bestaat dat zij de eieren opeet. Zij heeft verder in het geheel geen functie meer bij het verzorgen van de eieren en de jongen. Het enige wat zij kan doen is nieuwe eieren aanmaken. Vooral onze meisjesstudenten vervult de vrij onbelangrijke rol van de vrouwtjes met grote zorg. Vaak willen zij, levend in de veronderstelling dat wij ten onrechte de vrouwtjes verwaarlozen, onderzoek doen over het gedrag van de vrouwtjes, iets dat door ons nooit tegengewerkt, maar uitsluitend aangemoedigd wordt. Niettemin moeten de studentes zelf na verloop van tijd toegeven dat er doodgewoon niet zoveel te bestuderen valt aan vrouwtjes al geloof ik wel dat een geoefende



Afb. 27. Tonen



Afb. 28. Tonen (volgend stadium)

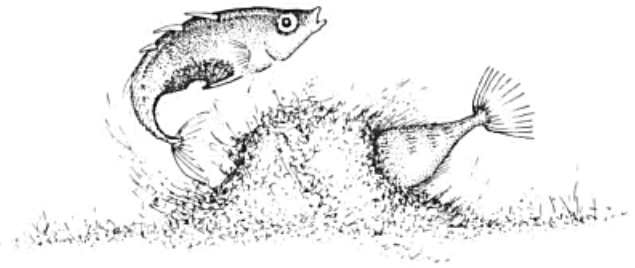


Afb. 29. Inkruipen

waarnemer nog heel wat over vrouwtjes te weten zou kunnen komen.

Meen overigens niet dat de balts altijd zo verloopt als hiervoor beschreven. Er zijn tal van varianten mogelijk. Een vrouwtje kan soms zo willig zijn dat ze regelrecht naar het nest toezwemt al is de eigenaar van dat nest nog zo agressief. Zonder dat hij hoeft te tonen kan zij inkruipen en zelfs de eieren afleggen al siddert hij niet op haar staart. In zo'n geval zal een mannetje, als de eieren verschijnen, toch wel bevruchten al heb ik ook wel eens gezien dat het vrouwtje na het afleggen van de eieren werd verjaagd zonder dat het mannetje bevrucht had. Meestal bevrucht hij dan later

Afb. 30. Sidderen



Afb. 31. Bevruchten

wel, als zij weg is. Soms echter bevrucht hij in het geheel niet.

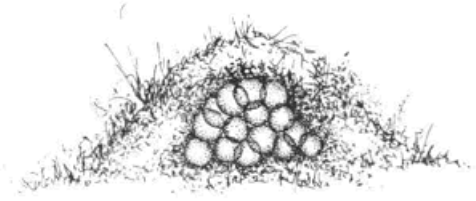
Het gebeurt bijzonder vaak dat de balts goed verloopt tot het moment van tonen, maar dat dan het vrouwtje niet inkruipt. Dan jaagt hij haar, na enige vergeefse pogingen tot inkruipen van haar kant, bijna altijd weg en begint vervolgens opnieuw tegen haar te zigzaggen. In een enkel geval kun je zodoende een hele middag aankijken tegen een zigzaggende, leidende, tonende man die na het tonen steeds opnieuw het maar niet inkruipende vrouwtje wegjaagt waarna alles weer opnieuw begint. In zulke gevallen is het vrouwtje net nog niet rijp genoeg. Vooral in het voorjaar als wij een ethologiecursus geven aan tweede- en derdejaars studenten is de lucht op de grote stekelbaarzenzaal vervuld van noodkreten omdat studenten en stafleden telkens weer moeten aanzien hoe een balts op het beslissende moment niet bekroond wordt met inkruipen.

Het is ook mogelijk dat het vrouwtje wel inkruipt, maar niet aflegt en in het nest blijft liggen of dat zij wel inkruipt, wel aflegt, maar het nest niet verlaat. In het eerste geval zal

de man steeds agressiever worden, tegen haar kop stoten, aan haar staart rukken met de bek of zelfs (dat heb ik één keer gezien) zo agressief worden dat hij het gehele nest verwoest. Als zij wel inkruipt en aflegt, maar blijft liggen, zal hij vaak, als de eieren verschenen zijn, proberen door te kruipen in het nest terwijl zij nog aanwezig is. Dat lukt, vreemd genoeg, vaak heel goed. Blijft zij daarna zelfs dan nog liggen dan wordt hij meestal, na weer uit het nest te zijn gekomen, heel agressief en begint hij tegen de kop te stoten of in haar staart te bijten. Vaak zie je ook dat een vrouwtje dat wel uit het nest kruipt na het afleggen, al voordat zij goed en wel het nest heeft verlaten door het mannetje gevolgd wordt. De aanblik van de eieren, de geur van het eislijm (dat is al voldoende om een bevruchting te veroorzaken) prikkelt het mannetje zo sterk dat hij niet meer kan wachten met de bevruchting. Het resultaat van dit alles is in ieder geval: de eieren worden afgelegd en bevrucht. Zodra de bevruchting heeft plaatsgevonden, begint de broedzorgfase.

De broedzorgfase

In de eerste twintig minuten na de bevruchting is de mannelijke driedoorn onaanspreekbaar. Elk vrouwtje, hoe rijp ook, dat in de nabijheid van het nest komt, wordt verjaagd. Elk ander mannetje uiteraard ook, maar dat was al voor de bevruchting het geval. In die twintig minuten repareert de driedoorn de tijdens het afleggen en bevruchten ontstane schade aan het nest. Maar hij is meestentijds bezig met het in het nest duwen van de eieren die na 15-30 minuten hard en stijf worden. De eieren, die altijd in een klompje worden afgelegd (zie afb. 32), worden door de stekelbaars verspreid over de bodem van het nest zodat er een laag van naast elkaar liggende eieren ontstaat. Nadat de eieren zo verspreid zijn - en daarbij zie je veel boren en tegelijkertijd kort waaieren optreden - wordt het nest verder gerepareerd. Ongeveer 20 tot 30 minuten na de bevruchting is de man weer in staat een tweede vrouwtje naar het nest te leiden. De bevruchting mag dan de overgang markeren naar de broedzorgfase, het gebeuren houdt nog niet in dat de man nu in het geheel niet meer wil baltsen. Integendeel, de man is in staat - soms zelfs nog op de 2e dag na de dag van bevruchting - in totaal zes tot zeven legsels in het nest te verzamelen. Elk legsel wordt glad geduwd boven het vorige zodat lagen eieren ontstaan. Daar een legsel soms wel uit 200



Afb. 32. Pas afgelegde eieren

eieren bestaat, kan een man in principe op deze wijze een 1 200-1 400 nakomelingen voortbrengen tijdens één broedzorg. Toch zijn het er maar zelden zoveel.

Geheel zonder risico is een tweede of derde balts na een bevruchting niet. Een paar keer heb ik gezien dat een vrouwtje een mannetje volgde naar een nest waarin al een bevruchting had plaatsgevonden en bij het nest aangekomen begon met het consumeren van de al aanwezige eieren. Het mannetje wordt dan weliswaar meestal zeer agressief, maar enig verlies aan eieren levert deze roof altijd wel op.

Hoe komt nu die omslag in gedrag tot stand? Door de bevruchting zelf? Nee. Sevenster-Bol heeft aangetoond dat de stekelbaars agressief wordt van de aanwezigheid van verse eieren in het nest. Weliswaar heeft ook het al of niet uitgevoerd hebben van sidderen enig effect, maar het is met name de aanblik en vooral ook de geur van verse eieren die de stekelbaars gedurende 20-30 minuten agressief maken. Als men eieren geeft maar de bevruchting verhindert, wordt de stekelbaars toch agressief en dat niet van het feit dat hij de bevruchting niet kan uitvoeren. Als men de stekelbaars de bevruchting laat uitvoeren en dadelijk daarna de eieren weghaalt (dat is gemakkelijk te doen) wordt hij niet agressief en zal hij onmiddellijk na die bevruchting weer in staat zijn te baltsen. Als je daarentegen al bevruchte eieren aanbiedt, zodat hij zelf de bevruchting niet meer hoeft uit te voeren, zal hij toch agressief worden.

Als de eieren gewoon in het nest blijven, zal de stekelbaars ze uitwaaieren. Afhankelijk van de temperatuur van het water zal dat uitwaaieren 5-7 dagen duren (is het heel koud dan duurt het langer, is het heel warm dan beschimmelen de eieren. Bij een temperatuur van ongeveer 19-20°C duurt het 5-6 dagen). Gedurende die vijf of zes dagen zie je een paar opmerkelijke veranderingen optreden in gedrag en uiterlijk van de stekelbaars. Hij wordt elke dag donkerder van kleur, het rood en het blauw verdwijnen gaandeweg. Elke volgende dag in de broedzorgfase gaat hij meer waaieren en duurt elke waaier afzonderlijk ook langer. Een dag of twee

voordat de jongen uitkomen wordt er het meest gewaaierd. Zodra de jongen uitgekomen zijn, neemt het waaieren snel af. De wijze waarop het waaieren van dag tot dag toeneemt is heel precies geanalyseerd door Van Iersel.

Als de eieren zich ontwikkelen, consumeren zij zuurstof en produceren zij koolzuur. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat het waaieren dient om zuurstofrijk water toe en koolzuurrijk water af te voeren. Dit is inderdaad het geval. Van Iersel voerde koolzuurrijk water door het nest en als reactie daarop ging het mannetje meer waaieren (of zoals Van Iersel zelf altijd zegt: ventileren). Als er zuurstofrijk water door het nest wordt gevoerd, neemt het waaieren iets af. Maar dit is niet het gehele verhaal. Naarmate de man langer in broedzorg is, neemt de reactie op het koolzuurhoudende water af. Hij gaat niet nog meer waaieren als je op dag 5 of 6 koolzuurrijk water door het nest laat stromen. Zijn waaiertop is blijkbaar bereikt. Het waaieren wordt voor een deel gestuurd door de uitwendige prikkel koolzuur, voor een deel echter ook door interne prikkels. Is eenmaal de broedzorg op gang gekomen dan verloopt het waaieren min of meer autonoom, het wordt elke dag meer ongeacht wat er in de buitenwereld gebeurt. Want als Van Iersel bijna uitgekomen eieren verving door verse, zojuist bevruchte eieren, ging de man niet waaieren zoals hij een paar dagen eerder vlak na de bevruchting waaierde. Hij ging wel wat minder waaieren, maar lang niet zoveel minder als je verwacht.

Hoeveel er gewaaierd wordt is ook afhankelijk van het aantal legsels. Hoe meer legsels, hoe meer waaiergedrag.

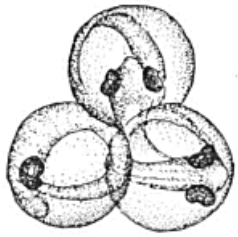
Tijdens de broedzorgfase neemt de bereidheid om agressief te reageren af. Een man die ver in broedzorg is zal niet of nauwelijks reageren op een indringer. De man besteedt bijna al zijn tijd aan waaieren. Hij maakt ook openingen in dak en zijkant van het nest (zie afb. 33) zodat de door het waaieren opgewekte waterstroom gemakkelijker over en door het nest kan gaan. Hoe goed dit alles ook onderzocht is: een raadsel blijft toch bestaan. Wat gebeurt er 's nachts? Als er ook maar een beetje licht is (en in de natuur is het nooit volledig donker 's nachts) blijft de stekelbaars doorgaan met het uitvoeren van nesthandelingen, dus ook met het uitvoeren van waaieren. Als het pikdonker is, kun je niets waarnemen. Gaat het licht aan, dan lijkt het altijd alsof de stekelbaars ontwaakt. Hij ligt dan doorgaans onbeweeglijk op zijn nest. Zodra echter het licht aangaat, zal hij zijn vinnen gaan bewegen en al spoedig staat hij als een gek te

Afb. 33. Nest van driedoorn in broedzorg

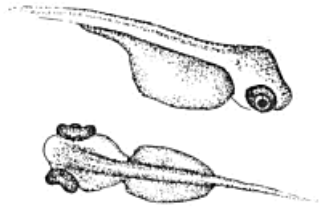
waaieren. Maar wat is er in het donker gebeurd? Kunnen de eieren zolang zonder toevoer van zuurstofrijk water? We weten het (nog) niet.

De jongen

Na een paar dagen kan men in de eieren de oogjes zien (zie afb. 34). Wat later komt de opgekrulde staart. Bij het uitkomen hangt de dooierzak nog aan het lichaam (zie afb. 35). Deze dooierzak levert het voedsel voor de eerste twee dagen. Daarna is het jong aangewezen op infusoriën. Na een dag of drie kan het al heel kleine kreeftjes eten. Elk jong moet in het begin eenmaal naar de oppervlakte om lucht te happen voor de zwemblaas. Die tocht is niet zonder gevaar. De stekels zijn nog zo rudimentair aanwezig dat geen enkele predator daardoor kan worden afgeschrikt. Velen zullen in de natuur dan ook sneuvelen bij hun tocht naar de oppervlakte. De vader tracht bovendien te verhinderen dat de jongen naar het wateroppervlak gaan want hij probeert elk wegzwemmend jong te vangen. Zo'n jong wordt dan in de bek genomen en naar het nest teruggebracht alwaar het wordt uitgespuwd. De eerste dagen na het uitkomen doet de vader niet veel anders dan dat. Al spoedig echter zijn de jongen hem te vlug af en kan hij ze niet meer vangen. Door de jongen in het begin terug te brengen naar het nest vermindert de vader het risico dat andere vissen, larven van zwarte of geelgerande watertor, salamanders of andere ro-



Afb. 34. Eieren kort voor uitkomen



Afb. 35. Uitgekomen eieren

vers of zelfs andere stekelbaarzen jongen eten. In de directe omgeving van het nest zijn ze tamelijk veilig.

Opmerkelijk is dat de zorg voor de jongen bij de diverse soorten stekelbaarzen zo verschillend is. De vierdoorn zorgt helemaal niet voor zijn jongen, ze vallen na het uitkomen gewoon uit het nest op de bodem. Daar blijven ze een paar dagen bewegingloos liggen. De beekstekelbaars bouwt, evenals de tiendoorn, een soort kraamkamer boven het nest van losse draden waarin de jongen na het uitkomen worden gespuwd. Bij de tiendoorn is de kraamkamer minder mooi dan bij de beekstekelbaars: wat losse algen vormen boven het nest een onduidelijk netwerk. Bij de zwartgestippelde driedoorn worden de jongen op dezelfde wijze verzorgd als bij de driedoorn.

Als de jongen het nest verlaten hebben en in grotere of kleinere scholen rondzwemmen, dreigt nog altijd het gevaar van de vele predatoren. Weliswaar zijn de rugstekels al vrij spoedig aanwezig, maar ze zijn dan nog klein en sorteren weinig effect. Hoeveel jongen zouden er in de natuur uiteindelijk volwassen worden van één legsel van 200 eieren? Het duurt zes maanden voordat een jong volwassen is, een lange periode waarin heel wat kan gebeuren en waarin de dieren ook nog moeten trekken. In het laboratorium kun je welhaast alle jongen in leven houden mits je ze goed verzorgt. Eén ding is zeker: hoe lang het ook duurt voordat de

jongen volwassen zijn, ze zijn al na drie, vier weken zeer agressief tegen elkaar. Dat is het eerste gedrag wat verschijnt na scholen en voedselzoeken, het is ook heel kenmerkend voor deze al op jeugdige leeftijd vinnige rakker.

Het ethogram van de stekelbaars

Een ethogram is een lijst van alle gedragingen die een bepaalde diersoort kan vertonen. Het door ons gebruikte ethogram van de stekelbaars ziet er als volgt uit:

av	aanval
af	afwenden
b	bijten
B!	bevruchten
bo	boren
bod	bodem stoten
bop	buikstekel op
boto	boortonen
bowa	boorwaaieren
bref	brengt flap
brem	brengt materiaal
brero	brengt rommel
breza	brengt zand
d	deinzen
dk	doorkruipen
drast	draait en staat
drei	dreigen
f	fixeren
fbo	fixeert bodem
fbw	fixeert buitenwereld
fne	fixeert nest
fopp	fixeert oppervlak
fpla	fixeert planten
fl	fladderen
ga	gaapt

gare	gaapt en rekt
gera	geremde aanval
ha	hapt
haj	hapt jong
ham	hapt materiaal
hane	hapt nest
hapla	hapt plant
haro	hapt rommel

hawa	hapt wand
haza	hapt zand
hoe	hoest
ja	jagen
lei	leiden
n	neust
nop	neust in opening
pl	plakken
pr	prikken
re	rekt
rop	rugstekel op
ru	rukt
ruf	rukt flap
rune	rukt nest
rupla	rukt plant
schr	schrikt
schzw	schokzwemmen
sid	sidderen
ss	staat stil
st	stampt
stabone	staat boven nest
stavone	staat voor nest
stop	stampt in nestopening
stopbo	handeling tussen stampen en boren
to	tonen
toe	toetsen
vaczz	vacuüm-zigzaggen
vl	vluchten
wa	waaieren
zei	zeilen
zui	zuigen
zz	zigzag

4. Agressief en territoriaal gedrag

Het mannetje van de driedoornige stekelbaars verdedigt een territorium. Hoe groot kan dat territorium zijn? Dat hangt af van de beschikbare ruimte en van het gedrag van het mannetje. Als je een stekelbaars geheel alleen plaatst in een sloot van 6 m lengte en 1,50 breedte, is die gehele sloot zijn territorium en wordt elke indringer eruit verjaagd. We beschikken in het laboratorium over een kunstsloot van deze afmetingen waarin Van den Assem zijn experimenten betreffende het territoriaal gedrag van stekelbaarsen heeft uitgevoerd.

Vaak zal een tweede, later in de sloot geplaatste man, er wel kans toe zien een gedeelte van de sloot voor zich op te eisen als territorium. Naarmate een mannetje verder bij het nest vandaan is, is hij minder agressief zodat een opponent de grootste kans heeft op het bezetten van een territorium dat op de, onder de gegeven omstandigheden, maximale afstand van het nest van de ander ligt. Voor een derde is in een sloot van 6 meter vaak ook nog wel plaats (die komt dan gewoonlijk tussen de tweede en eerste in te zitten) en een vierde, vijfde of zesde kunnen zich soms ook vestigen. Maar er is een grens aan gesteld. Het aardige is nu dat je als je stekelbaarzen één voor één introduceert in een lange sloot veel minder territoria zult krijgen dan als je een aantal dieren tegelijkertijd uitzet. In het laatste geval ontstaan meer en dus ook kleinere territoria.

Welke factoren spelen nu een rol bij de keuze van een nestplaats en dus ook bij waar het territorium zal komen? De stekelbaars nestelt bij voorkeur op een zanderige of modderige bodem en het liefst in niet al te diep water zodat hij vrij veel zonlicht heeft. Eenmaal heb ik zelfs gezien dat een stekelbaars in een sloot bij het dorp Maasland in zo ondiep water had genesteld dat het puntje van zijn staart tijdens het waaieren het wateroppervlak beroerde.

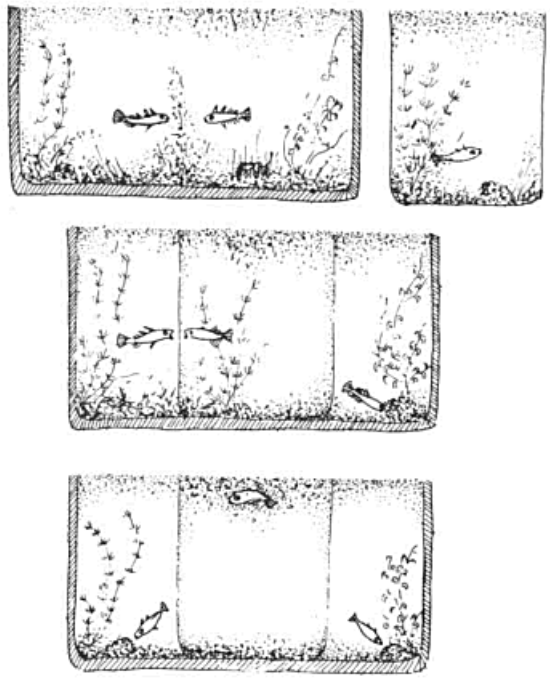
De driedoorn heeft een voorkeur voor een open ruimte tussen waterplanten. Hij zal niet zo spoedig in dichte begroeiing nestelen, wel vaak aan de rand van begroeiing. In stromende beken nestelt hij in dode hoekjes en bij bochten waarin het water minder snel stroomt of zelfs stilstaat.

In een aquarium of kunstsloot in het laboratorium kun je gewoonlijk heel goed vaststellen waar de grenzen zijn van het territorium. In sloten in de natuur is dat doorgaans veel

moeilijker. Zodoende is het allerminst gemakkelijk antwoord te geven op de vraag of de stekelbaars zijn territorium ooit verlaat. Als hij in een aquarium nestelt is dat simpelweg zijn territorium, kan hij het dus niet verlaten en hetzelfde geldt voor de kunstsloot. In de natuur verlaten mannetjes als zij hevig schrikken hun territoria, dan verbergen ze zich in de begroeiing, voorzover aanwezig. Soms zie je ze ook onbekommerd grote excursies maken door de sloot. Daarbij heb je de indruk dat ze buiten hun territorium zijn. Het is waarschijnlijk dat mannetjes in de natuur ook regelmatig hun territoria moeten verlaten om voedsel te zoeken al is het anderzijds wel zo dat een mannetje in seksuele fase met verbazend weinig voedsel toekan.

Een stekelbaars weet precies waar zijn nest ligt, hoe groot het territorium ook is en hoever hij ook weg is van zijn nest. Maar hij raakt gedesoriënteerd als je zijn omgeving verandert. Haal je wat plantjes weg of verplaats je ze dan is er een goede kans dat hij verkeerd zwemt of gaat zoeken. Maar al na een paar minuten heeft hij zich aangepast aan de gewijzigde omstandigheden. De stekelbaars oriënteert zich ook op gezichtsprikkels in de omgeving van het nest. Je kunt dat onder meer bewijzen met een vernuftig experiment. Daarbij plaats je de stekelbaars in een groot, rond aquarium dat rond gedraaid kan worden. Midden in het aquarium leg je een schaaltje met zand, de rest van het aquarium laat je leeg op één oriëntatiebaken na. De stekelbaars zal op het schaaltje met zand zijn nest bouwen. Is hij eenmaal in seksuele fase dan kun je het aquarium een weinig verdraaien terwijl je het oriëntatiebaken op de oorspronkelijke plaats laat staan. Aangezien dit baken het enige is waarop de stekelbaars zich kan oriënteren zal hij, als hij vlak voor het nest staande waaiert, niet meer in het verlengde van de nesttunnel voor het nest staan, maar schuin voor het nest. Je kunt de afwijking, uit te drukken in graden, van de normaal stand meten en vervolgens telkens opnieuw de bak een weinig draaien. De stekelbaars zal onder een steeds grotere hoek schuin voor het nest komen te staan, maar er komt altijd een ogenblik waarop hij plotseling het oriëntatiepunt laat voor wat het is en opeens weer recht voor zijn nest gaat staan. Daaruit blijkt dat je zo'n dier niet onbeperkt kunt bedriegen ofwel dat het dier in staat is zijn foute oriëntatie te corrigeren als hij op een of andere wijze bemerkt dat hij onder een te grote hoek waaiert.

Vreemde situaties kunnen zich in een territorium voordoen als de stekelbaars twee nesten bezit. Een man die een



Afb. 36. Territoriumexperiment

tijd lang alleen in een aquarium heeft gezeten zal vaak een nieuw nest bouwen, hoewel hij al een nest bezat. Meestal breekt hij het oude nest af, soms echter laat hij het liggen. In de hitte van de balts kan hij zich dan vergissen en zal hij, na de zigzagdans, plotseling in rechte lijn naar het oude nest zwemmen of soms zelfs naar de plaats waar het door hem afgebroken oude nest lag. Daar aangekomen lijkt het dan echt alsof hij zich herinnert: o, ja, ik heb een nieuw nest want hij zwemt dan zonder aarzeling van de plaats van het oude nest naar het nieuwe nest toe.

Hoe belangrijk de omgeving van het nest is blijkt uit de volgende proef (zie afb. 36). Je beplant een klein aquarium en je plaatst daarin een mannetje. Hij zal een nest bouwen en het aquarium is dan zijn territorium. Plaats je dat aquarium in een groot aquarium waarin andere stekelbaarzen hun territoria bezetten dan zal hij zijn ruimte verdedigen tegen de anderen die ogenblikkelijk beginnen met aanstoten tegen de glaswand van zijn aquarium. Verwijder je nu de planten uit het kleine aquarium dan laat hij verdediging van zijn aquarium achterwege. Hoewel zijn nest nog aanwezig is, herkent hij de kale ruimte niet meer als zijn territorium en na verloop van tijd zie je hem donker aan het oppervlak van het water hangen.

Indringers in het territorium

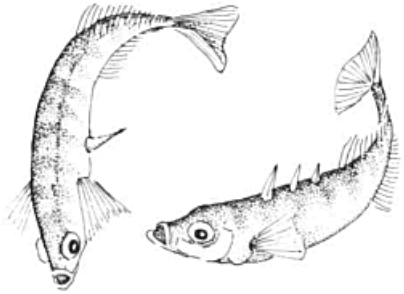
De indringers vallen uiteen in twee categorieën: soortgenoten en niet-soortgenoten. Maar het onderscheid wordt enigszins doorkruist door de tiendoorn. De zwarte mannetjes met de witte stekels worden even fel en op dezelfde wijze aangevallen als de driedoornmannetjes. Zo lijkt het tenminste op het eerste gezicht. Grondiger bestudering van het gedrag van tien- en driedoornmannetjes is echter gewenst.

Op indringers van een andere soort wordt gereageerd al naar gelang de aard van de indringer. Een bewegende slak wordt doorgaans ongemoeid gelaten tenzij hij op het nest zijn slijmspoor trekt of, erger nog, de opening van het nest blokkeert. In dat geval wordt hij, zoals al eerder werd verteld, in de bek genomen en uit het territorium gedragen als zijn grootte dat toelaat. Is de slak te groot voor een dergelijk transport dan probeert de driedoorn hem met stoten van de bek uit de nestopening te duwen.

Op sneller dan slakken bewegende dieren kan de stekelbaars reageren met een rechtlijnige aanval die uitmondt in een beet. Soms worden vreemde, kleine visjes zelfs bij de staartwortel vastgepakt met de bek en uit het territorium gedragen. Hetzelfde kan ook een mannetje of onrijp vrouwtje van de eigen soort overkomen. Ook zij worden, als ze het territorium binnenzwemmen, rechtlijnig aangevallen en op zijn minst aangestoten, soms gebeten. Wat er daarna gebeurt hangt af van de reactie van de aangevallene. Als hij of zij vlucht, jaagt de territoriumeigenaar achter de vluchtende aan, soms tot ver over de grens van zijn eigen territorium. Een andere mogelijkheid is dat de aangevallene vrij rustig verder zwemt en dat de territoriumeigenaar dan naast hem op zwemt als een politieagent die een arrestant opbrengt. Zo zwemmen ze beiden tot aan de grens van het territorium waarna de eigenaar terugkeert.

Maar de indringer legt zich er niet altijd bij voorbaat bij neer dat hij in het nadeel verkeert. Hij kan zich wentelen waarbij de buik naar voren komt en de rug van de aanvaller af beweegt. Daarbij steekt hij haast altijd de buikstekel op en die wijst dan uiteraard naar de aanvaller. Deze houding kan overgaan in een dreighouding waarbij de kop omlaag wijst en het lichaam gekromd is (zie afb. 37).

Een enkele keer vecht de indringer terug. Hoewel een stekelbaars slechts zelden verliest in het eigen territorium, heb ik toch tweemaal in de loop van twaalf jaar gezien dat

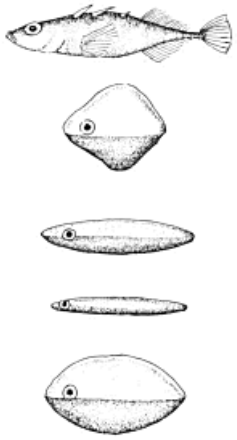


Afb. 37. Dreigen (naar Tinbergen en Ter Pelkwijk)

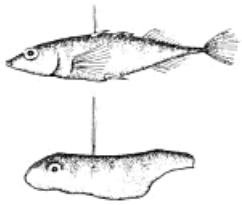
een mannelijke stekelbaars verloor in zijn eigen territorium. Dat waren geenszins gevallen waarbij de indringer groter of gezonder was. Toch werd de eigenaar om onnaspeurlijke redenen na een vrij lang gevecht (met veel cirkelvechten, bodem-stoten, zie hieronder) uit zijn eigen territorium verjaagd.

Al in de eerste fase van het onderzoek van het agressieve gedrag van de driedoorn hebben Tinbergen en zijn medewerkers getracht te onderzoeken op welk aspect van die indringer nu het felst gereageerd wordt, dus wat, met andere woorden, de Auslöser, de sleutelprikkel is voor agressie. Is het het blauwe oog of de rode onderzijde van de buik van de tegenstander? Is het de kleur of de vorm? Het resultaat van dat onderzoek, misschien niet het meest interessante aspect van het gedrag van stekelbaarzen, is bovendien nogal aanvechtbaar, maar het bijzondere ervan is dat je het in elk, maar dan ook in elk ethologisch leer- of handboek vindt, met de hier ook weergegeven illustratie van Tinbergen erbij. Tinbergen deed dit onderzoek met modellen (zie afb. 38 en 39) waarvan er sommige precies op de stekelbaars leken en geheel grijs waren, andere daarentegen nogal afwijkend van vorm waren, maar wel een oog en een rode onderzijde hadden. Het resultaat is dat de rode onderzijde de meest effectieve prikkel zou zijn; zo'n onderzijde lokt vaker vechtgedrag uit dan enige andere prikkel.

Dit resultaat is enigszins in strijd met mijn eigen ervaringen. De meeste stekelbaarzen reageren nauwelijks op modellen, noch op zilvergrijs glanzende en van dikke buiken voorziene modellen van vrouwtjes, noch op van een rode onderzijde voorziene modellen van mannetjes. En als ze al op zo'n model reageren dan gewoonlijk met een vlucht naar de ondergroei. Een en ander is te ondervangen door training. Als je elke dag een model aanbiedt, went de stekelbaars er langzamerhand aan en soms komt er een moment



Afb. 38. Modellen, mannetje en verschillende vormen met rode onderzijde (naar Tinbergen)



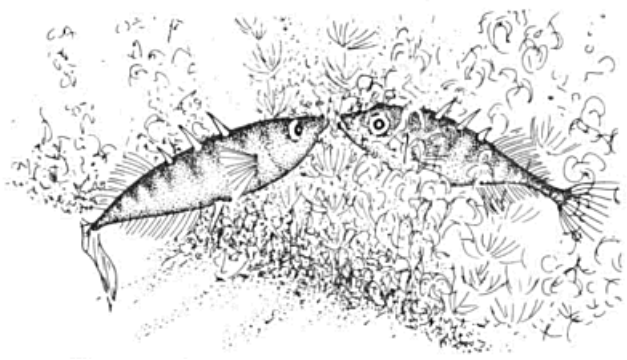
Afb. 39. Modellen (naar Tinbergen)

waarop hij, aarzelend, zigzagt of een heel voorzichtige bijtpoging waagt. Als je de ene dag een echte man aanbiedt in een glazen buis die goed op kleur is en goed stoot tegen het glas waar aan de andere kant het proefdier is en de volgende dag op dezelfde plaats een model in het water laat zakken, wil de stekelbaars soms wel tot agressie, die op het model is gericht, overgaan. Maar zo rechtstreeks en zonder meer reageren op modellen, ook op modellen met rode buiken, dat heb ik toch nog nooit gezien. Ik ben er haast wel zeker van dat Tinbergen zijn onderzoek heeft gedaan met dieren die al enige ervaring hadden met hetzij modellen, hetzij andere mannetjes en dat daardoor nogal wat leergedrag het resultaat heeft beïnvloedt. Voor leergedrag had men in de beginjaren van de ethologie niet of nauwelijks

aandacht (zoals wij ook nu stellig van allerlei over het hoofd zien) en dat kan er de reden van zijn dat dat zo simpel schijnende resultaat van Tinbergens onderzoek toch onvolledig is en daardoor op misleidende wijze een plaats heeft gekregen in de handboeken van de ethologie. Ook het steeds aangehaalde verhaal over een mannelijke stekelbaars die agressief reageerde op de dagelijks buiten voorbijkomende rode postauto, kan men niet beschouwen als een bewijs voor de stelling dat de stekelbaars zo selectief op de kleur rood reageert, maar moet eerder gezien worden als een bevestiging van de veronderstelling dat ook hier wel sprake zal zijn van een leereffect. Het dier kreeg de postauto immers bij herhaling en steeds weer op hetzelfde tijdstip van de dag aangeboden.

Zeker is wel dat je de stekelbaars, via associatie, van alles kunt leren. Eenmaal was ik in het bezit van een dier dat zeldzaam intensief baltste tegen een bruiser (zo'n steentje in het aquarium waar je lucht doorheen leidt om het water zo zuurstofrijk mogelijk te houden). Die bruiser had lange tijd vastgezeten aan een luikje in het aquarium van het mannetje. Elke keer als ik het luikje in het aquarium opendeed, kreeg het mannetje tegelijkertijd een vrouwtje en de borrelende bruiser te zien. Op zich dus begrijpelijk dat het mannetje tegen de bruiser ging baltsen; hier is sprake van het ontstaan van een voorwaardelijke reflex. Vreemd evenwel dat deze man veel intensiever tegen die bruiser baltste dan hij ooit tegen een vrouwtje had gedaan zoals ook de mannelijke stekelbaarzen die zilverkleurige peertjes voor vrouwen aanzien (één op de veertig heeft deze ‘afwijking’) intensiever tegen die peertjes baltsen dan tegen vrouwtjes.

In sommige gevallen kan een echte indringer het territorium van de ander niet meer verlaten of wordt zo'n indringer van het ene naar het andere territorium gejaagd. Zo'n indringer gaat dan na verloop van tijd doodstil aan de oppervlakte van het water in een territorium hangen en zal dan zelden nog fel worden aangevallen. Beweegt hij zich echter dan zal de territoriumeigenaar bijna altijd dadelijk een aanval doen. Een doodstil hangende indringer kan zodoende niet bewegen met als gevolg dat ook voedsel zoeken onmogelijk is geworden. Vaak zie je een dergelijke indringer vrij snel vermageren en als hij lang zo moet blijven hangen, is doodgaan onvermijdelijk. In een enkel geval gebeurt het ook wel dat een territoriumeigenaar een indringer die niet weg kan vermoordt, zij het dan dat het vermoorden vrij veel tijd in beslag kan nemen. Het gebeurt maar heel zelden dat



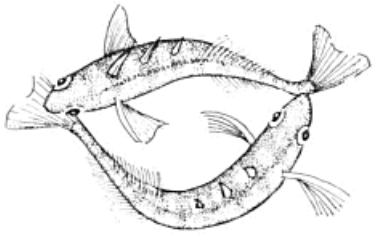
Afb. 40. Aan weerszijden van de grens

je ziet dat een mannetje een ander mannetje verwondt met zijn buikstekels. Als er al verwondingen worden aangebracht dan zijn het bijtverwondingen en daaraan kan de indringer op de lange duur bezwijken.

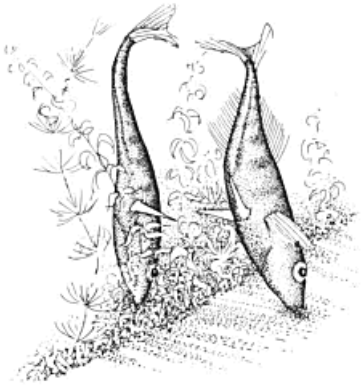
Op de grens

Als twee stekelbaarzen naast elkaar nestelen en hun beider territoria gescheiden worden door een grens van waterplanten (of door een onzichtbare grens) zie je ze vaak staan bij de grens als in afb. 40 en zie je daar allerlei agressieve gedragingen optreden. Allereerst moeten genoemd worden de rechtlijnig uitgevoerde aanvallen in de richting van de ander. Zodra de grens door één van beiden wordt overschreden of net nog niet wordt overschreden, zal de ander de indringer terugjagen en daarbij zelf de grens overschrijden. Bliksemsnel keert de weggejaagde indringer zich nu om en jaagt de jager terug naar zijn eigen territorium. Daarbij overschrijdt hij de grens echter weer zodat de nu gejaagde weer jager wordt. Zo kunnen twee stekelbaarsmannetjes soms lange tijd over de grens heen en weer schieten; als toeschouwer heb je daarbij de bedrieglijke indruk dat ze beiden aan een stuk elastiek vastzitten dat heen en weer wordt getrokken.

Het elkaar heen en weer jagen kan ook overgaan in cirkelvechten. Daarbij proberen de dieren gelijktijdig in elkaars staartwortel te bijten of tegen elkaars flank aan te stoten. Omdat ze tegelijkertijd proberen te bijten en te ontwijken. krommen ze hun lichamen en maken ze samen een cirkel (zie afb. 41). Daar ze bovendien steeds naar elkaars staartwortel toezwemmen, cirkelen ze rond. Dat kan soms razendsnel gaan, soms wat langzamer. Heel lang duurt het nooit, er is er altijd wel één die zich uit de cirkel losmaakt



Afb. 41. Cirkelvechten

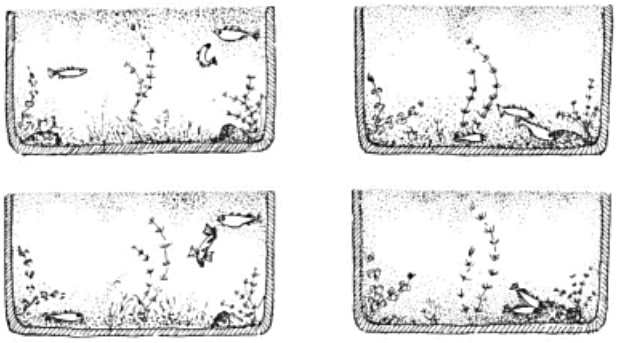


Afb. 42. Bodem stoten

en, althans even, op de vlucht slaat.

Merkwaardiger en boeiender nog dan het cirkelvechten is een handeling die ik tot op heden helaas maar zelden gezien heb: bodem stoten. Twee mannen staan op de grens in dreighouding tegenover elkaar, dus beide in schuine stand met de kop omlaag en daarbij vaak kruiswijs (in afb. 42 staan ze niet kruiswijs wat ook kan voorkomen). Langzaam draaien ze in deze stand om elkaar heen en tegelijkertijd zakken ze naar de bodem. Als hun bekken het zand raken, kan de dreighouding plotseling overgaan in een heftig stoten met de bek op de bodem dat door beiden wordt uitgevoerd en waarbij ze nog steeds om elkaar heen draaien zodat de stotende bek een cirkel beschrijjft op het zand. Het is jammer dat dit gedrag zo zelden voorkomt want daardoor is het moeilijk om het te bestuderen.

Naarmate twee stekelbaarzen langer naast elkaar een territorium bezetten, neemt het aantal schermutselingen op de grens af. In plaats daarvan wordt alleen nog maar gedreigd



Afb. 43. Sluipen

of staan de dieren tegenover elkaar zoals in afb. 40 is getekend zonder dat er nog uitvallen plaatsvinden. Na verloop van tijd zie je zelfs dat één van beide mannen zwakke zigzagjes begint uit te voeren in de richting van de ander, die trouwens ook in plaats van dreigbewegingen kleine zigzagjes begint te maken. Het agressieve gedrag is nagenoeg geheel verdwenen; daarvoor in de plaats zie je een eerste aanzet van seksueel gedrag optreden.

Sluipen en slopen (afb. 43)

Het meest bijzonder gedrag dat de stekelbaars kan vertonen doet zich, in de hierboven geschetste situatie van twee mannen die in aangrenzende territoria verkeren, echter pas voor als een vrouwtje één van beide territoria binnenzwemt. Dat gedrag zie je overigens niet zo vaak; meestal staat de eenzame man alleen maar bij de grens te kijken naar het baltsgedrag dat zich in het naburige territorium afspeelt, maar soms kan het opeens gebeuren. Het toekijkende mannetje verliest zijn rode kleur en wordt in plaats daarvan grauwig donker. De rugstekels blijven opstaan. Vaak zie je heel duidelijk de grillige zwarte streping op de flanken. Tijdens die kleurverandering zakt het mannetje langzaam rechtstandig naar de bodem. Als hij geland is op de zanderige ondergrond, zal hij langzaam over het zand in de richting van het andere nest sluipen. Als hij vlakbij het nest van de ander is gekomen, versnelt hij zijn vaart haast altijd zodat hij opeens naar het nest toeschiet. Als de sluiper gezien wordt voor hij bij het nest van de ander is aangekomen en die ander hem aanvalt zal hij snel terug zwemmen

naar het eigen territorium. Maar als hij pas gezien wordt op het moment dat hij het nest van de ander bereikt is de nesteigenaar merkwaardig weerloos tegen een sluiper, hij kan hem nauwelijks verjagen.

Het sluipen kan zelfs al voorkomen als er nog geen vrouwtje in de buurt is. In dat geval steelt de sluiper nestmateriaal van de ander of probeert hij het nest van de ander te verwoesten. Zeker als de ander afwezig is, zal een binnendringend mannetje vaak het nest zo snel mogelijk slopen. Enkele krachtige rukken zijn vaak voldoende om het nest van de ander te ruïneren. Aan nestverwoesting hoeft trouwens geen sluipen vooraf te gaan; een stekelbaars kan ook, als hij ontdekt dat een naburig territorium leeg is, voorzichtig dat territorium binnenzwemmen om zijn slopersarbeid ter hand te nemen.

Maar meestal treedt het sluipen alleen dan op als er een vrouwtje in het naburige territorium bebaltst wordt. Wat er zal gebeuren als de sluiper bij het andere nest is aangekomen, hangt af van datgene wat daar op dat moment gebeurt. Is de andere man juist aan het bevruchten dan kan het gebeuren dat de sluiper siddert op de staart van de ander en daarna in het nest boort. Maar meestal komt de ander aan als het afleggen van de eieren en het bevruchten al hebben plaatsgevonden. In dat geval begint de sluiper met het wegroven van de eieren. Hij hapt een aantal eieren weg uit het vreemde nest en transporteert deze naar zijn eigen nest. Als hij ze in zijn eigen nest heeft geduwd kan hij terugkeren, ook sluipend, voor een tweede mond vol eieren. Hij kan met roven en sluipen doorgaan totdat het nest van de ander helemaal leeg is en het vreemde daarbij is dat de bestolene weinig doet om dit gedrag tegen te gaan. Het kan bij dit alles ook nog gebeuren dat de sluiper zelf geen eigen nest heeft en in dat geval worden de eieren meestal opgegeten.

De meest spectaculaire gevallen van sluipgedrag doen zich voor als de sluiper bij het andere nest arriveert op het moment dat het vrouwtje haar eieren heeft afgelegd, maar het mannetje nog niet heeft bevrucht. Dan kan de sluiper de nesteigenaar te snel af zijn. Voordat de rechtmatige eigenaar heeft kunnen bevruchten schiet de sluiper door het nest heen en bevrucht andermans eieren. Hoewel het in deze situatie voor de sluiper voordelig zou zijn de bevruchte eieren in het nest van de ander te laten en ze door die ander te laten uitwaaieren (jouw genen worden dan voortgeplant terwijl je niet zelf belast bent met de zorg voor je nakomelingen) gebeurt het toch heel vaak dat de sluiper na zo'n

steelse bevruchting ook nog de eieren wegrooft uit het nest van de ander. Deze eieren worden naar het eigen nest gebracht. Vreemd is nu dat deze eieren bijna nooit uitkomen. Ze worden doorgaans opgegeten. Dat geroofde, maar door een ander bevruchte eieren niet uitkomen is evolutioneel begrijpelijk. Het zou uiterst onhandig zijn andermans eieren in jouw nest te stoppen en deze ook nog uit te waaieren; daarmee zou je de ander bevoordelen en jezelf benadelen. Maar dat eieren die je zelf bevrucht hebt, toch ook niet uitkomen, is wel vreemd.

Een bijkomend effect van sluipen is bovendien dat andere stekelbaarzen in de omgeving opmerkzaam gemaakt worden op balts- en roofgedrag. In de natuur is zowel door Sevenster als Wootton waargenomen hoe een heel aantal dieren tegelijkertijd naar één nest toeging waarin werd afgelegd. Zo'n nest wordt binnen een minuut aan flarden getrokken en de eieren worden door de rovers geconsumeerd.

Waartoe dit sluipgedrag? Wat mag de functie wel zijn van deze spectaculaire vorm van roof? Morris, die het sluipen waarnam bij de tiendoorn, interpreteerde het als pseudovrouwelijk gedrag. Bij de tiendoorn kan het voorkomen dat een sluiper probeert in te kruipen in het nest van een ander en daarbij kan die ander, als het inkruipen slaagt, zelfs op de staart van de indringer gaan sidderen. Dat heb ik bij de driedoorn nooit gezien en bij de tiendoorn doen zich toch ook de andere vormen van sluipgedrag, inclusief het roven, voor.

De kans op sluipgedrag neemt toe naarmate er meer stekelbaarzen op een klein oppervlak nestelen en er een kleiner aantal vrouwtjes beschikbaar is. Hoe meer territoria naast elkaar en hoe kleiner de territoria, des te groter de kans op sluipen als één mannetje wel en de andere niet kunnen baltsen. Je zou je kunnen voorstellen dat het sluipgedrag een mechanisme is tegen overbevolking omdat het vooral optreedt op die plaatsen waar dichte concentraties mannetjes aanwezig zijn. Maar daartegen pleit weer dat je best heel dichte concentraties stekelbaarzen kunt hebben zonder dat er sluipgedrag optreedt als er maar genoeg vrouwtjes zijn. Als elk mannetje op een bepaald moment de beschikking heeft over een vrouwtje, is er weinig kans op sluipen. Als gevolg van dit alles krijg je dat er synchronisatie van broedzorggedrag zal optreden: dieren die eerder dan andere toe zijn aan baltsen en een wijfje in hun territorium weten binnen te lokken worden haast altijd beroofd omdat dan de andere nog niet zo ver zijn. Waarbij vanzelfsprekend de

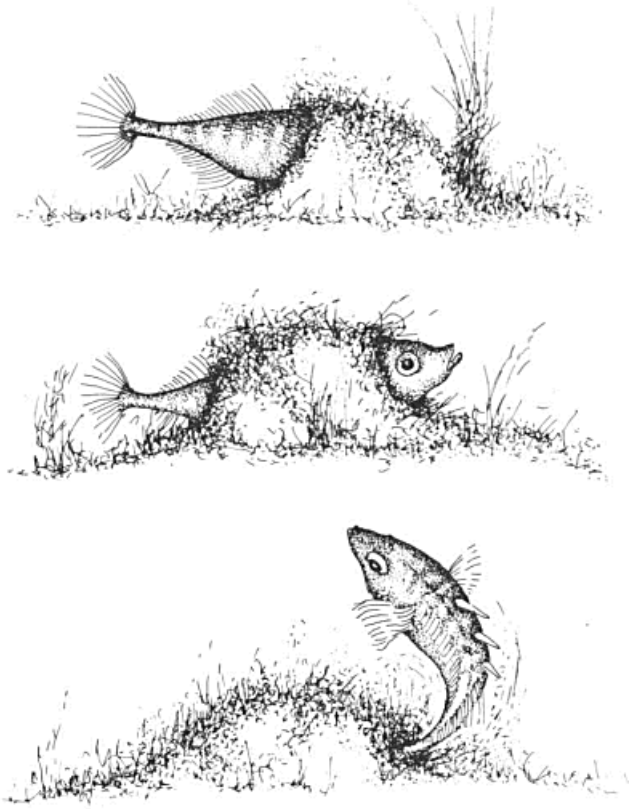
vraag rijst wat het voordeel kan zijn van synchronisatie van broedzorggedrag. Kan het een voordeel zijn dat er dan later scholen gevormd worden van jongeren die allemaal ongeveer even oud zijn? Heeft het iets te maken met de aanwezigheid van voedsel op een bepaald ogenblik? We weten het nog niet. Wat we wel weten is dat het niet juist is sluipen te interpreteren als pseudo-vrouwelijk of homoseksueel gedrag van de stekelbaars zoals Morris heeft gedaan.

5. Een zwemmende chronometer

Toen ik in april van het jaar 1965 voor het eerst het doorkruipgedrag van de mannelijke stekelbaars waarnam, kon ik onmogelijk voorzien dat dat gedrag, in al zijn facetten, mij de eerstvolgende twaalf jaar zou gaan bezighouden en het onderwerp zou worden van mijn proefschrift. Maar al na twee dagen in april vond ik datgene wat zich voor mijn ogen afspeelde zo fascinerend dat ik toen al zeker wist dat ik daaraan, voorzover dat mogelijk zou zijn, verder wilde werken.

Tijdens de derdejaarscursus ethologie hadden Inge, het meisje waarmee ik samenwerkte en ik, vier aquaria tot onze beschikking. In ieder aquarium huisde een eenzame man die in het bezit was van een leeg nest, een man, kortom, in seksuele fase. Even voor negen uur 's morgens namen wij plaats voor het aquarium en daarna observeerden en protocolleerden wij al het gedrag van één van de vier mannen. Al spoedig ontdekten wij dat één van de mannetjes elke morgen om negen uur precies door zijn nest kroop (afb. 44). Om tien uur ging hij opnieuw door zijn nest, om elf uur eveneens, om twaalf uur, om één uur enzovoort, de hele dag lang. Het mannetje kroop steeds door na precies 60 minuten sinds de vorige doorkruip al was er een enkele keer wel eens sprake van dat hij een halve minuut te vroeg of te laat was. Vanwaar die verwonderlijk starre regelmaat in het gedrag, die wekkerachtige ritmiek? Zwom daar in werkelijkheid een chronometer vermomd als stekelbaars? Ook onze andere drie mannen kropen zeer regelmatig door, zij het niet zo precies op tijd als ons zwemmende klokje dat wij de naam Karel hadden gegeven. Toch was ook bij die andere drie mannen sprake van grote regelmaat al konden de intervallen tussen twee doorkruipen dan wel eens drie tot vier minuten van elkaar verschillen. Ons zwemmende klokje Karel bleef evenwel met een uiterste regelmaat doorkruipen, alle dagen dat de cursus ethologie duurde, vier weken lang. En zelfs daarna placht hij, als ik door een ontluikend heimwee gedreven, even voor negen uur 's morgens stil naar binnen sloop op die Grote Zaal met de groen schemerende bakken, om negen uur precies door te kruipen alsof hij van buiten het sein kreeg dat de torenklok luidde of dat luiden zelf kon horen.

Niet alleen echter het doorkruipgedrag, ook het andere



Afb. 44. Doorkruipen

gedrag tussen twee doorkruipen in vertoonde regelmatigheden. Vlak na het doorkruipen stampt de stekelbaars, zoals al eerder is verteld, het opgebolde nest in elkaar, hij waaiert dan in het geheel niet. Naarmate de tijd verstrijkt en het moment nadert waarop de te voorspellen volgende doorkruip weer zal plaatsvinden, neemt het waaieren toe. In de minuut vóór doorkruipen wordt gewoonlijk het meest gewaaierd. De toename van waaieren is zowel een gevolg van de toename van het aantal waaiers per minuut als van de toename van de duur van elke waaier afzonderlijk.

Na doorkruipen zie je zelden of nooit boren; pas kort voordat de volgende doorkruip komt, treedt boren op. Heel diep boren is vaak een aanwijzing dat het doorkruipen niet lang meer op zich zal laten wachten. Direct na doorkruipen patrouilleert de mannelijke stekelbaars veelal boven in het aquarium en voert hij vacuüm-zigzaggen uit alsof hij een voor de toeschouwer onzichtbaar wijfje ziet. De vacuüm-zigzaggen kunnen gericht zijn op slakjes, op een luchtbelletje of zelfs op een bewegend blad van een waterplant. Maar niet zelden zigzagt de mannelijke stekelbaars

zonder zich te richten op een object. Het vacuüm-zigzaggen wordt gaandeweg minder naarmate het doorkruipen langer geleden is. Zo zijn cyclische veranderingen in waaieren, boren en vacuüm-zigzaggen nauw verbonden met de ritmiek van het doorkruipen. Alleen het plakken schijnt min of meer los te staan van de doorkruipritmiek. De mannelijke stekelbaars plakt met onregelmatige tussenpozen en we hebben geen verband kunnen ontdekken tussen de onregelmatige plakfrequentie en het zo stipt op tijd plaatsvindende doorkruipen.

Vanwaar, nogmaals, die wonderlijke ritmiek? Bij een dergelijke ritmiek zijn er altijd twee mogelijkheden. Of er is in de buitenwereld een prikkel aanwezig die met regelmatige tussenpozen weerkeert en waarop het dier reageert (zoals het opgaan en ondergaan van de zon die bij veel organismen een slaap-waak ritmiek induceert, zij het dat die ritmiek waarschijnlijk ook intern bepaald wordt) of in het dier zelf is een mechanisme voorhanden dat deze regelmatigheid produceert. Een combinatie van beide mogelijkheden is ook denkbaar. Bij ons zwemmende klokje dat zo stipt om het uur doorkroop zou het in principe denkbaar hebben kunnen zijn dat het slaan van de torenklok, hoorbaar in het laboratorium, het sein voor de stekelbaars was: nu moet ik doorkruipen. Maar aangezien andere dieren ook regelmatig, maar niet met tussenpozen van precies een uur, doorkropen kan het slaan van de klok de ritmiek zeker niet verklaren. In de buitenwereld van de stekelbaars, het aquarium en alles wat hij met zijn zo zeldzaam goede ogen buiten zijn aquarium ziet gebeuren, hebben wij geen enkele prikkel kunnen ontdekken die een dergelijke regelmaat zou kunnen veroorzaken. Ook onze eigen aanwezigheid kan de ritmiek niet veroorzaken want als wij de doorkruipen mechanisch registreren (kan met buisje over de uitgang van het nest waarin een fotocel zit die, als de stekelbaars na een doorkruip door het buisje gaat, het passeren van het visje registreert) vindt het net zo regelmatig plaats.

Een rijp vrouwtje

Toch is er één prikkel uit de buitenwereld die een ingrijpende invloed heeft op de ritmiek van het doorkruipgedrag. Die prikkel is: de aanblik van een kuitrijp vrouwtje. Zodra je in een glazen buis (om naar het nest volgen te verhinderen) een kuitrijp vrouwtje aanbiedt aan een mannelijke ste-

kelbaars in seksuele fase, is er een vrij grote kans dat hij zal doorkruipen. Haal je nu dat vrouwtje dadelijk na de doorkruip weg, dan zal de volgende doorkruip veel eerder plaatsvinden dan je op grond van vroegere waarnemingen van de lengte van het doorkruipinterval zou verwachten. Ook de daaropvolgende doorkruip vindt eerder plaats dan verwacht; pas na een reeks doorkruipen (dus na enkele uren) is de oude toestand hersteld en gaat de stekelbaars weer regelmatig doorkruipen in zijn oude ritme. Als je de intervallen tussen de opeenvolgende doorkruipen na het aanbieden van een vrouwtje en weer weghalen van het vrouwtje goed bekijkt, kom je tot een merkwaardige ontdekking. Zo vonden we bij een bepaalde stekelbaars dat direct na aanbieden van een vrouwtje werd doorgekropen, daarna weer na 32,88 minuten (de seconden zijn hier omgerekend naar 100 in een minuut), waarna na 41,63 minuten en daarna na 53,02 minuten. Dat laatste getal, die 53,02 minuten, kun je nu al voorspellen uit die eerste twee getallen want $41{,}63^2$:32,88= 52,69, een getal dat maar weinig verschilt van 53,02. Hoe komt het nu dat je in staat bent van dat derde doorkruipinterval de lengte van te voren te berekenen? En het geldt niet alleen voor het derde, maar ook voor het vierde, vijfde enzovoort interval. Het vierde interval duurt namelijk $53{,}02^2$: 41,63 = 66,80 minuten. In werkelijkheid duurde dat vierde interval 67 min.

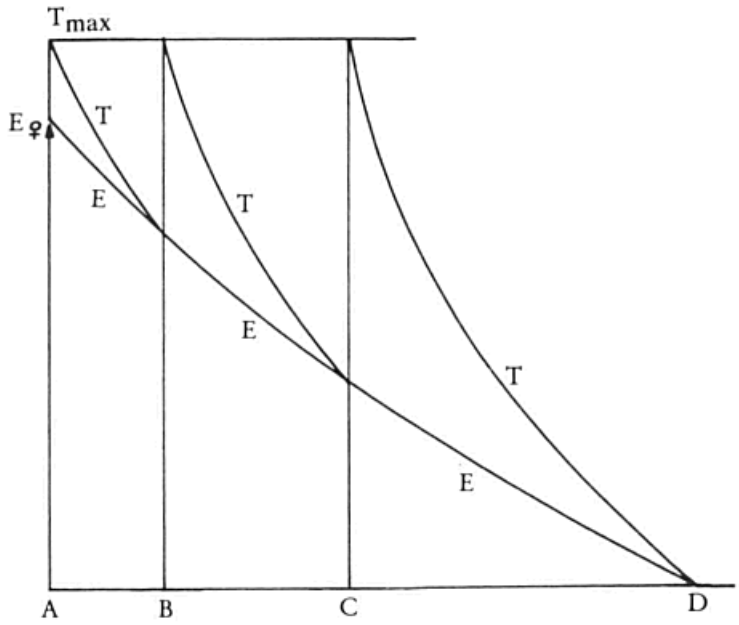
Dit alles betekent dat er in deze getallen sprake is van een voorspelbare geometrische progressie. Weet je de eerste twee intervallen tussen doorkruipen dan kun je daaruit alle volgende doorkruipintervallen betekenen. Dat is bepaald aardig: het betekent dat je ruim van te voren en haast op de minuut af kunt voorspellen wat het visje zal gaan doen. Neem het dier dat een eerste interval had van 31,30 minuten, een tweede van 78,55 minuten. Daaruit kun je berekenen dat het derde interval 197,12 minuten moet gaan duren. Je kunt dus ruim drie uur van te voren voorspellen wat een dier op een bepaald moment zal gaan doen. In werkelijkheid kwam die vierde doorkruip na precies 200 minuten.

Hebben we hiermee nu een sleutel in handen voor het begrijpen van die regelmaat? In ieder geval kunnen we een soort model ontwerpen en dat heeft Nelson, de eerste die, samen met Sevenster, deze geometrische progressie na een kortdurende wijfjes-stimulus waarnam, dan ook gedaan. Nelson redeneerde als volgt: zodra een stekelbaars doorkruipt, vindt er niet nogmaals doorkruipen plaats. Met andere woorden: op de een of andere wijze blokkeert de

uitvoering van de handeling gedurende enige tijd het nogmaals optreden van die handeling. Denk hierbij maar aan zoiets als bijvoorbeeld het legen van de urineblaas. Wie naar de wc is geweest kan niet meteen nogmaals urineren. Je kunt ook aan een soort vulling denken: wie zijn maag heeft gevuld kan niet meteen nogmaals een hele maaltijd tot zich nemen. Maar bij eten is het effect minder duidelijk omdat je vaak nog wel in staat bent een klein hapje te nemen na een overvloedige maaltijd. Hoe het ook zij, door doorkruipen verandert er iets in de stekelbaars waardoor nogmaals doorkruipen meteen daarna wordt voorkomen. Of er nu iets geleegd wordt tijdens doorkruipen of dat er iets gevuld wordt, weten we voorlopig nog niet, maar we weten wel dat er zoiets gebeurt en in dergelijke gevallen spreken we in onze onmacht maar over de verandering van een variabele in het dier. Nelson noemde die variabele T (van het Engelse 'threshold', is 'drempel'. Het doorkruipen zelf legt een drempel voor het optreden van nogmaals doorkruipen). In het hypothetische model van Nelson wordt nu verondersteld dat die variabele T onder invloed van het doorkruipen stijgt.

Het aanbieden van een vrouwtje vergroot de kans op doorkruipen en die aanbieding heeft lange tijd daarna nog steeds effect want de reeks opeenvolgende doorkruipen volgen met steeds grotere intervallen, waarvan de duur na de eerste twee voorspelbaar is, op elkaar. Het is aannemelijk dat de aanbieding van een vrouwtje een zodanige verandering veroorzaakt van de opwindingstoestand van het dier dat daardoor de kans op doorkruipen vergroot wordt. Nelson noemde die opwindingstoestand E, van het Engelse 'excitation' = opwinding, en hij veronderstelde dat E stijgt onder invloed van de aanblik van een vrouwtje. Laten we dat alles nu eens uittekenen in een modelletje (zie afb. 45):

Op tijdstip A bieden wij aan een stekelbaars een vrouwtje aan. Onder invloed van de aanblik op het vrouwtje stijgt de E van de stekelbaars tot een niveau dat wij $E_{vrouwtje}$ kunnen noemen. Als gevolg daarvan vindt doorkruipen plaats en onder invloed van dat doorkruipen stijgt T tot zijn maximum: T_{max}. Nu veronderstelde Nelson vervolgens dat de T-factor daarna gaat dalen en dat ook de E-factor, omdat het vrouwtje weg is, daarna gaat dalen. De T-factor daalt echter sneller dan de E-factor en als gevolg daarvan snijden T en E (zie het figuurtje) elkaar op tijdstip B. Op dat moment vindt weer opnieuw doorkruipen plaats en stijgt T weer tot T_{max}. E blijft dalen en T daalt weer sneller zodat op

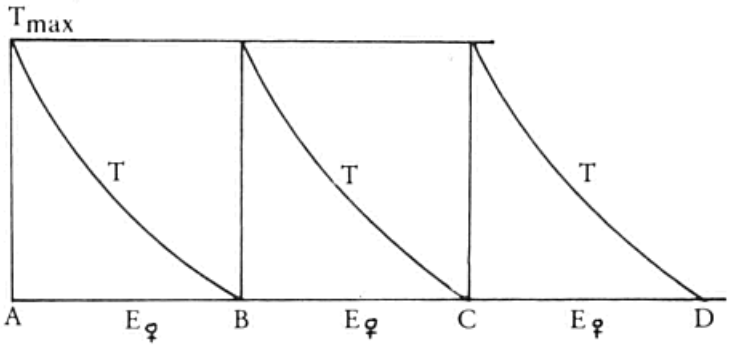


Afb. 45. Model van Nelson

tijdstip C de beide factoren T en E elkaar opnieuw snijden. Weer doorkruipen, weer een stijging van T tot T_{max} en weer een daling van T totdat T en E elkaar snijden op tijdstip D. In het getekende model is nu duidelijk dat AB:BC = BC:CD ofwel dat $CD = BC^2:AB$

Aangezien we, op grond vooral van het feit dat natuurlijke processen bijna altijd een exponentieel verloop hebben, veronderstellen dat zowel T als E exponentieel zullen dalen, kunnen we nu ook begrijpen waarom een dier dat heel lang geen vrouwtje heeft gezien zo regelmatig doorkruipt. Zijn E is gedaald tot een laag niveau en verandert niet meer. Met andere woorden (kijk ook naar afb. 46): elk interval tussen twee doorkruipen is nu even lang. Meen nu overigens niet dat je het ritme begrijpt; je hebt op deze manier alleen maar een hypothetisch model gemaakt dat 'past' op de waargenomen werkelijkheid. Van begrijpen zou pas sprake zijn als je precies zou weten wat T en E nu eigenlijk zijn.

Aan de hand van dit model kun je op zuiver theoretische gronden de volgende voorspelling doen: als ik een vrouwtje aanbied in een glazen buis en dat vrouwtje niet dadelijk na doorkruipen weghaal, maar blijvend aan het mannetje laat

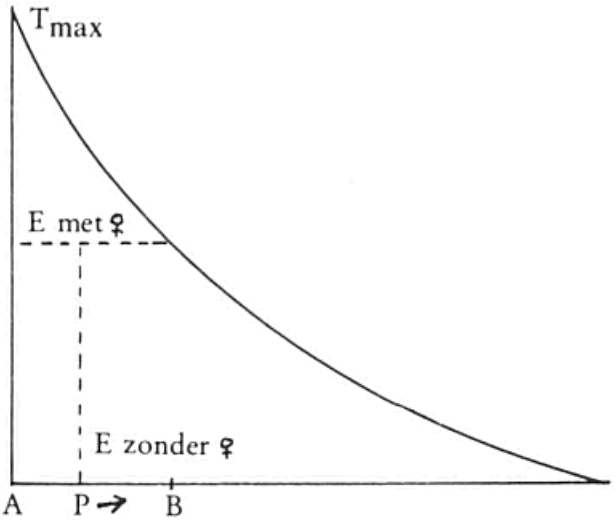


Afb. 46. Doorkruipritme als vrouwtje voortdurend aanwezig is

zien, moet zijn opwindingstoestand (= E) steeds op hetzelfde hoge niveau van $E_{vrouwtje}$ blijven. Dat houdt in dat volgens het model het mannetje nu heel regelmatig met korte tussenpozen moet gaan doorkruipen.

Toen ik op 1 februari 1966 begon met mijn onderzoek over het gedrag van de driedoornstekelbaars als onderdeel van de voor het doctoraal examen te verrichten arbeid, kreeg ik van Sevenster de opdracht: bekijk of de stekelbaars bij permanente aanbieding van een vrouwtje met regelmatige, korte tussenpozen doorkruipt. Al na een paar dagen kon ik zeggen: dit is bij de dieren die ik tot nu toe heb geobserveerd inderdaad het geval. Als het vrouwtje goed blijft baltsen en het mannetje niet agressief wordt, zal een mannelijke stekelbaars met regelmatige tussenpozen gaan doorkruipen. Om een paar voorbeelden te geven: stekelbaars 12b kroop na aanbieding van een vrouwtje onmiddellijk door; na 15½ minuut ging hij er opnieuw doorheen, na 16½ minuut weer en na 17 minuten weer. Stekelbaars 7B kroop door na aanbieding van een vrouwtje, deed het opnieuw na 25 minuten, nogmaals na 25½ minuut en weer een keer na 27 minuten. De op grond van het Nelson-model voorspelde regelmaat is inderdaad aanwezig (ik heb ze inmiddels bij tientallen dieren steeds weer vastgesteld) maar haast altijd is elk volgend interval ietsje langer dan het vorige, zoals ook uit de twee voorbeelden blijkt. Waarschijnlijk komt dat omdat een mannetje dat permanent een vrouwtje te zien krijgt, gaandeweg agressiever wordt en we weten van agressie dat ze een remmende werking uitoefent op het doorkruipgedrag. Van belang is ook dat het vrouwtje goed blijft baltsen; als zij instort, wordt de man agressief en is het gedaan met het doorkruipritme. Gelukkig zijn er zo nu en

Afb. 47. Model van een vrouwtje



Afb. 48. De kans op een doorkruip

dan mannetjes die op een model van een vrouwtje reageren (zie afb. 47): dit zilveren peertje kun je dan bevestigen aan een motortje (balts-motor in de wandeling) dat het peertje op en neer beweegt in het water. Met zo'n baltsend peertje krijg je, bij die stekelbaarzen die er gevoelig voor zijn, akelig precies gelijke doorkruipintervallen.

De kans op doorkruipen

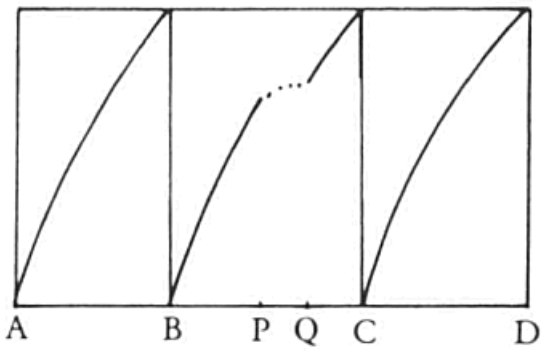
In termen van het model van Nelson valt nu ook te begrijpen waarom het aanbieden van een rijp vrouwtje soms wel, soms geen doorkruipen tot gevolg heeft. Zie maar naar afb. 48. Op tijdstip A heeft een doorkruip plaatsgevonden waarbij geen vrouwtje aanwezig was. De T-factor is gestegen en daalt nu weer, de E-factor is laag. Nu laten we op tijdstip P een vrouwtje zien aan het mannetje, de E-factor stijgt tot het niveau van $E_{vrouwtje}$ en kan daarbij, afhankelijk van hoever T al gezakt is, T wel of niet snijden. Wordt T

gesneden dan zal doorkruipen volgen; wordt T niet gesneden dan zal geen doorkruipen volgen. We kunnen zelfs precies zeggen vanaf welk tijdstip het aanbieden van een vrouwtje succes zal hebben. Als A een doorkruip met vrouwtje was geweest en het vrouwtje zou permanent aanwezig zijn dan zou op tijdstip B (de stippellijn geeft de $E_{vrouwtje}$ aan en die E snijdt de T op tijdstip B) de volgende doorkruip plaatsvinden. Voorbij B is de T-factor nu altijd lager dan $E_{vrouwtje}$ ofwel voorbij B heeft aanbieding van een vrouwtje altijd doorkruipen tot gevolg. De periode waarin aanbieden van een vrouwtje geen succes heeft, dat wil zeggen, geen doorkruip tot gevolg heeft is exact gelijk aan het doorkruipinterval bij een permanente aanbieding van een vrouwtje.

Dit model geeft je de mogelijkheid na te denken in abstracte termen over het gedrag zonder dat je woorden als agressie, seksualiteit en dergelijke nodig hebt. Bovendien kun je aan de hand van het model voorspellingen doen en experimenten bedenken die je vervolgens kunt uitvoeren om de waarde van je model te toetsen.

Het gedrag tussen twee doorkruipen in

Het model levert bovendien ook de mogelijkheid het gedrag tussen twee doorkruipen in te beschrijven met behulp van die twee factoren T en E. In het model wordt verondersteld dat T en E beide dalen, de een na doorkruipen, de ander na een kortstondige aanbieding van een vrouwtje. T daalt echter sneller dan E. Vlak na doorkruipen zijn T en E maximaal verschillend van elkaar - op dat moment vindt ook het meeste vacuüm-zigzaggen plaats. Het ligt zodoende voor de hand het zigzaggen te beschrijven als de som van E en T. Of in formule ZZ= E+T. Daar E langzamer daalt dan T wordt die som van E plus T voortdurend kleiner, juist zoals in werkelijkheid het vacuüm-zigzaggen voortdurend minder wordt naarmate het doorkruipen langer geleden is. Het waaieren daarentegen komt steeds vaker voor en de waaiervlagen duren steeds langer naarmate de volgende doorkruip nadert. Zodoende ligt het voor de hand het waaieren te omschrijven als het verschil van E en T of in formule Wa= E-T. Nu weet je weliswaar niet wat E en T zijn, laat staan dat je zou weten welk getal je voor E en T zou moeten invullen in die formule, maar je kunt wel uit de je ter beschikking staande waarnemingen van zigzaggen en waai-



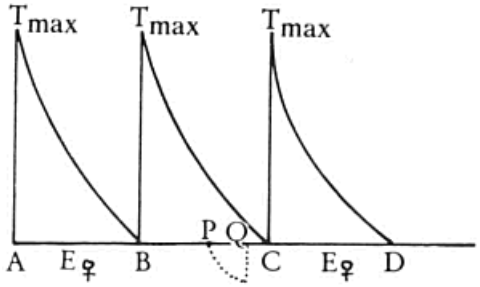
Afb. 49. Alternatief model

eren in de doorkruipintervallen allerlei berekeningen uitvoeren om iets te weten te komen over de factoren E en T. Dit facet van het onderzoek, dat precieze waarnemingen en zorgvuldig rekenwerk met behulp van een computer vereist, staat echter nog in de kinderschoenen, maar wij hopen het binnen niet al te lange tijd toch te gaan uitvoeren.

Een model met twee variabelen?

Is het wel zo nodig om met twee factoren de ritmiek van het doorkruipen in modelvorm te beschrijven? Ligt het niet voor de hand aan te nemen dat slechts één factor die doorkruipritmiek regelt en wel een heel voor de hand liggende: de vullingstoestand van de spermablaas. Zodra die blaas vol is, moet de stekelbaars door het nest heen, een soort van zelfbevrediging. Als die blaas in gelijkmatig tempo gevuld wordt, ligt het voor de hand dat er sprake zal zijn van een precieze ritmiek. Bij het eerder genoemde mannetje dat om de zestig minuten doorkroop zou de blaas dan in precies zestig minuten gevuld worden. En als de aanmaak van sperma nu eens sneller gaat onder de invloed van de aanblik van een vrouwtje verklaart dat meteen waarom de stekelbaars, als er een vrouwtje bij is, vaker doorkruipt. We kunnen ook hier een model van tekenen, nu met slechts één variabele (zie afb. 49).

Welk experiment moeten we nu doen om te onderzoeken of dit model met één dan wel dat andere met twee variabelen de voorkeur verdient? Het volgende: we plaatsen in het aquarium van de stekelbaars een kuitrijp vrouwtje in een glazen buis, we nemen de balts en de doorkruip waar en wachten tot de volgende doorkruip. Na die volgende doorkruip halen we nu enige tijd het vrouwtje weg en plaatsen



Afb. 50. Model van Nelson

haar weer terug lang voordat we de volgende doorkruip verwachten. Daarna wachten we op de derde doorkruip. Met behulp van het model met twee variabelen kunnen we nu, zie afb. 50, de volgende voorspelling doen over het tijdstip waarop die derde doorkruip zal volgen. Als wij op tijdstip P in het tweede interval het vrouwtje weghalen zal dadelijk de zogenaamde E-factor gaan dalen. Plaatsen wij nu op tijdstip Q het vrouwtje terug in het aquarium dan zal E weer onmiddellijk stijgen tot het normale niveau en dientengevolge zal op tijdstip C doorkruipen plaatsvinden. Het lijkt dan net alsof er in het tweede interval niets gebeurd is want AB = BC als dit model gelijk heeft.

Nu het andere model. Op tijdstip A dus doorkruipen en daarna toename van die ene variabele, misschien de vullingstoestand van de spermablaas, misschien iets heel anders. In het tweede interval halen wij op tijdstip P de vrouw weg. Daar zij nu weg is zal de variabele opeens minder snel gaan stijgen (zie afb. 49). Plaatsen wij op tijdstip Q de vrouw weer terug dan zal de variabele weer op de snellere wijze stijgen onder invloed van de aanwezigheid van het vrouwtje. Daar er gedurende enige tijd sprake is geweest van tragere stijging, heeft dat tot gevolg dat BC langer van duur moet zijn dan AB.

Nu het experiment zelf. De resultaten daarvan waren zonneklaar. BC is altijd gelijk aan AB ofwel het model met slechts één variabele is niet bruikbaar om de doorkruipritmiek te beschrijven.

Om uit te sluiten dat het effect van het weghalen van het vrouwtje in de periode PQ te gering is om een meetbaar verschil in lengte tussen BC en AB te veroorzaken hebben wij in de periode PQ bij een aantal experimenten niet alleen het vrouwtje weggehaald, maar ook het mannetje zelf weggevangen uit zijn eigen aquarium en hebben wij bij weer andere experimenten het mannetje laten vechten tegen een

ander mannetje. Je kunt de periode PQ bovendien bijna zo lang maken als het interval BC. Volgens het model met de twee variabelen moet dan toch op tijdstip C doorkruipen plaatsvinden, volgens het model met één variabele wordt BC langer naarmate PQ langer is. In werkelijkheid vind je bij geen van al deze experimenten ooit een verlenging van BC; het tweede dk-interval is altijd gelijk aan het eerste wat je ook uitspookt in dat tweede interval. Het enige wat belangrijk is, is dat op de tijdstippen B en C een vrouwtje aanwezig is.

Uit het model volgt nog iets heel anders. Als T en E elkaar snijden, zal doorkruipen plaatsvinden. Als het 's nachts donker is doet de stekelbaars niets, ligt slechts stil op zijn nest. Maar T daalt gewoon verder en heeft E allang gesneden voordat 's morgens het licht aangaat. Dat houdt in dat je moet verwachten dat alle stekelbaarzen 's morgens vroeg dadelijk na het aangaan van het licht zullen doorkruipen. Waarnemingen in de vroege morgen hebben ons geleerd dat stekelbaarzen inderdaad binnen een kwartier na het aangaan van het licht doorkruipen.

Toch is het nog best denkbaar dat of de E-factor of de T-factor iets te maken heeft met de vullingstoestand van de spermablaas. Als echter tijdens doorkruipen sperma wordt afgescheiden moet die sperma na een doorkruip in het nest aanwezig zijn. Om te onderzoeken of dat het geval is hebben wij een pipetkorf ontwikkeld. Dat is een pipet aan het uiteinde waarvan een korfje bevestigd is. Direct na doorkruipen hielden wij dat korfje bij het nest en voordat we het bij het nest hielden vulden we het eerst met afgestreken eieren. (Vrouwtjes kunnen soms zo rijp zijn dat een lichte druk van een vinger tegen haar buik voldoende is om het afleggen van de eieren te bewerkstelligen, zulke eieren kun je dan voor experimenten gebruiken.) Door de pipet heen zogen we water op uit het nest dat eerst het korfje met de afgestreken eieren passeerde. Als er sperma in dat opgezogen nestwater zit, moet tenminste een deel van de eieren in het korfje bevrucht zijn. In werkelijkheid bleek dat ten hoogste 3 of 4 eieren van zo'n afgestreken legsel van 100-200 eieren bevrucht waren. Misschien wordt er wel wat sperma afgescheiden, maar veel kan het niet zijn want als wij direct na een bevruchting het korfje met eieren bij het nest houden en gaan zuigen, blijken alle eieren in de korf bevrucht te zijn.

Maar het vreemdste resultaat van al onze experimenten heb ik tot nu toe nog niet vermeld. Je kunt een stekelbaars

tegelijkertijd een aantal nesten laten bouwen met behulp van een draaitafel. Dat is een apparaat dat wij in een aquarium kunnen plaatsen met drie gescheiden compartimenten waarvan er steeds één voorgedraaid is. In elk compartiment bevindt zich zand; buiten de draaitafel is geen zand aanwezig, slechts een glazen of een plastic bodem. De stekelbaars zal nu op het zand bouwen. Tijdens de bouw kun je regelmatig een ander compartiment voordraaien en daarmee dwing je hem twee nesten te vervaardigen. Als hij de nesten klaar heeft, bied je een kuitrijp wijfje in een glazen buis aan. Het mannetje zal doorkruipen, zoal niet meteen dan toch na enige tijd. We wachten nu op de tweede doorkruip. Nadat de tweede doorkruip heeft plaatsgevonden draaien we een ander nest voor en bieden een kuitrijp wijfje aan, ditmaal echter los in het aquarium. We laten nu de balts en al wat daarbij hoort, tot en met de bevruchting toe, geschieden en als die bevruchting heeft plaatsgehad, halen we het vrouwtje weg en draaien we het oude nest weer voor. De derde doorkruip zal plaatsvinden op het gewone, te voorspellen (of vaak iets eerder dan verwachte!) tijdstip alsof er in die tussentijd niets is gebeurd. Dit is wel een heel vreemd resultaat. Het bewijst dat de vullingstoestand van de spermablaas geen invloed kan hebben op het doorkruipritme want ook als we tussen twee doorkruipen in een bevruchting laten plaatsvinden (en daarbij wordt de spermablaas geheel geledigd) blijft de ritmiek gewoon gehandhaafd mits we de eieren meteen na de bevruchting weghalen. Het bewijst ook dat bevruchting en doorkruipen weinig met elkaar te maken hebben, een resultaat dat niet zo verrassend is want doorkruipen en bevruchting zijn heel verschillende gedragshandelingen. Bij een doorkruip gaat een stekelbaars langzaam door het nest heen (gemiddelde duur ongeveer 15 sec); bij een bevruchting schiet de stekelbaars door het nest heen (gemiddelde duur ongeveer 3 sec).

6. De geheimen van één handeling

De stekelbaars kruipt door. Tijdens die doorkruip gebeurt er iets waardoor gedurende enige tijd het vermogen om nogmaals door te kruipen geblokkeerd wordt. De handeling zelf, kortom, voorkomt het optreden van een tweede soortgelijke handeling binnen korte tijd. De eerste vraag die rijst is: is de handeling inderdaad noodzakelijk om die blokkade te bewerkstelligen? Het zou best denkbaar zijn dat als T en E elkaar snijden, de T toch stijgt ook al vindt er geen doorkruipen plaats. De handeling doorkruipen zou best alleen maar een begeleidend verschijnsel kunnen zijn van de stijging van T zoals het verschijnen van rimpels op je voorhoofd een begeleidend verschijnsel kan zijn van denken, maar denken kan best plaatsvinden zonder dat het noodzakelijk is dat die rimpels verschijnen. Zodoende lag het voor de hand eerst te proberen of de stekelbaars de handeling misschien kan overslaan waarbij dan toch de blokkade tot stand komt. Daartoe lieten we, vlak voordat we een doorkruip verwachten, een glazen cilinder dalen over het nest van de stekelbaars zodat de stekelbaars zijn nest nog wel kon zien, maar er niet meer in kon doorkruipen op het moment dat dat te verwachten was. Steeds constateerden we daarbij dat de stekelbaars onmiddellijk na het weghalen van de cilinder, hoe lang die cilinder ook over het nest had gestaan, door het nest kroop. Met andere woorden: de doorkruip is inderdaad noodzakelijk, het dier moet de handeling uitvoeren. En pas als hij de handeling heeft uitgevoerd, begint het volgende interval want het tijdstip waarop de tweede doorkruip na het weghalen van de cilinder plaatsvindt is juist zoveel verschoven als het door de cilinder bewerkstelligde uitstel bedroeg.

Overslaan van doorkruipen is niet mogelijk. De handeling moet gebeuren. Kun je dan - dat is de volgende vraag - zodanig manipuleren met die handeling dat daaruit iets af te leiden valt over de T-factor? Om begrijpelijk te maken hoe ik kwam tot het volgende experiment moet ik een kleine zijsprong maken naar ons gedrags-genetisch onderzoek over de stekelbaars.

Maniakken

Al in 1962 constateerde Sevenster dat er in het laboratorium opgekweekte mannetjes waren die na aanbieding van een vrouwtje niet eenmaal, maar tweemaal achter elkaar doorkropen. Met deze mannetjes kweekte Sevenster verder en ook in de volgende generaties werd gevonden dat dieren van deze laboratoriumstam tweemaal, ja soms drie-, vier-, of vijfmaal doorkropen binnen twee minuten. Zo af en toe is er zelfs een visje dat nog vaker door zijn nest gaat. Al deze herhaaldelijk doorkruipende dieren werden maniakken genoemd.

Vaker dan eenmaal doorkruipen binnen twee minuten past niet in het model van Nelson, is daar zelfs strijdig mee want in het model wordt voorondersteld dat de handeling doorkruipen nogmaals optreden van die handeling gedurende enige tijd blokkeert. Alleen al daarom leek het gewenst ze nader te onderzoeken. Uit onderzoek van Sevenster en mij is gebleken dat dit zogenaamde dubbel doorkruipen waarschijnlijk een erfelijk vastgelegde gedragsafwijking is. Ik zal op dit onderzoek, hoe interessant ook, niet nader ingaan. Slechts dit is nu voor ons van belang: bij bewerking van de door Sevenster en mij bijeengebrachte gegevens over het dubbel-doorkruipen bleek dat er een grotere kans is op tweemaal doorkruipen naarmate de eerste doorkruip van zo'n serie van twee (of meer) korter duurt. Daaruit vloeide onmiddellijk de vraag voort: kun je de kans op tweemaal doorkruipen vergroten als je het nest van het dier verkort? Indien je het nest verkort, verkort je ook de nesttunnel en is de door de stekelbaars af te leggen weg tijdens doorkruipen kleiner. Dan moet ook de doorkruipduur korter zijn tenzij de stekelbaars plotseling langzamer zou gaan doorkruipen. Inderdaad bleek dat je de kans op het optreden van dubbel-doorkruipen kon vergroten door nest-verkorting uit te voeren. Het lag voor de hand nu ook te gaan proberen of je van een normaal dier dat nooit dubbel doorkroop een maniak kon maken door zijn nest te verkorten. Daarom verkortte ik nesten van normale dieren. Je moet daarbij met een schaar een stuk van het nest afknippen en wel zodanig dat het overblijvende deel noch beschadigd noch verschoven wordt. Het is vooral van belang dat de nestopening op zijn plaats blijft; als die opening ook maar iets verschuift zal de stekelbaars dat nest verder niet meer accepteren doch elders een nieuw nest gaan bouwen.

Het nest verkort

Als ik van normale dieren het nest verkortte, volgde geen dubbel doorkruipen. In plaats daarvan constateerde ik tot mijn grote verbazing dat de eerstvolgende doorkruip, na een doorkruip door een verkort nest, eerder kwam dan ik verwachtte. Bij één van de eerste dieren, waarbij ik het nest verkortte, had ik na een doorkruipduur van 7 sec altijd een doorkruipinterval gemeten van bijna 21 minuten. Nu mat ik na een doorkruipduur van 4 seconden een doorkruipinterval van iets meer dan 12 minuten. Het grappige is dat de stekelbaars zijn nest na een verkorting na verloop van tijd weer aanbouwt zodat je het ook een tweede keer kunt verkorten. Je kunt uiteraard op verschillende plaatsen een stuk van het nest afknippen, of vlak na de opening, of halverwege, of vlak voor het uiteinde van het nest. In al die gevallen zul je een verschillende doorkruipduur meten bij verschillende nestlengten. Hoe korter het nest, hoe korter de duur van het doorkruipen. Het verrassende daarbij is dat bij elke duur van doorkruipen een passende intervallengte behoort en wel zodanig dat er een recht evenredig verband is tussen duur van doorkruipen en daaropvolgend interval. Je kunt zoiets wel enigszins begrijpen naar analogie van slapen bij mensen. Ben je gewend normaal 8 uur per nacht te slapen dan zul je na een nacht van 4 uur slaap eerder slaperig zijn dan anders en na een nacht van 2 uur slaap zul je nog eerder weer naar bed verlangen. Of vergelijk het met eten: eet je bij het ontbijt half zoveel als gewoonlijk dan zul je veel eerder trek krijgen dan anders. Neem je alleen een kop thee met een beschuit dan ben je na een uur al weer hongerig. Zoiets moet er ook aan de hand zijn bij de stekelbaars, maar het vreemde is dat het zo akelig precies in elkaar steekt. Het lijkt wel alsof dit visje een ingebouwde chronometer heeft!

Je kunt ook nog op een andere manier de duur van het doorkruipen verkorten. Als de stekelbaars bezig is met doorkruipen, kun je naar het aquarium, waarin het zich afspeelt, toesluipen en de stekelbaars met een lange glazen staaf een tik op de staart geven. Zodra je dat doet, zal de stekelbaars onmiddellijk zijn nest verlaten. Je kunt zo'n tik op verschillende tijdstippen tijdens doorkruipen toedienen en op die manier een aantal verschillende, te korte doorkruipduren verzamelen en de daarna komende intervallen meten. Ook dan blijkt er een recht evenredig verband te zijn tussen de doorkruipduur en de lengte van het daaropvolgende doorkruipinterval. Uit dit alles kun je concluderen

dat de duur van de doorkruiphandeling van groot belang is.

Open dak

Er is ook nog een andere mogelijkheid om de duur van doorkruipen te verkorten. Je kunt het nestdak overlangs openknippen. Daartoe steek je een punt van de schaar voorzichtig in de nesttunnel en knip je vervolgens het dak in tweeën. Stekelbaarzen kruipen sneller door in nesten met open daken, waarschijnlijk omdat de te overwinnen weerstand van het nest tijdens doorkruipen geringer is. Je kunt de doorkruipbeweging dan bovendien beter waarnemen. Ook in dat geval vind je dat er een recht evenredig verband is tussen de doorkruipduur en de lengte van het daarna komende doorkruipinterval. Uit dit experiment kun je tevens opmaken dat de druk van zijwanden en bovenkant van het nest, die een door de stekelbaars tijdens doorkruipen te registreren prikkel zou kunnen zijn die de T-factor doet stijgen, blijkbaar niet zo belangrijk is. Als het dak open is, is de mechanische druk van het nest heel anders dan normaal. Toch vind je normaal, zij het korter dan anders durend doorkruipen en ook nu is slechts die duur van doorslaggevende betekenis. Uit dit experiment valt ook op te maken dat het in de duisternis van de tunnel verkeren niet de tijdens doorkruipen te registreren prikkel kan zijn die de T-factor doet stijgen want als het dak open is, blijft de doorkruipende stekelbaars licht zien.

Als er niets met het nest gebeurd is, blijft de doorkruipduur constant. Maar een heel enkele stekelbaars heeft van nature al een variërende doorkruipduur ook al doe je niets met het nest. In één geval had ik een visje dat een van 10 tot 22 seconden variërende doorkruipduur had en daarmee in overeenstemming was dat hij ook een variërend intervallengte had, waarbij elk interval bleek te passen bij de daaraan voorafgaande doorkruipduur.

Nest verlengen

Vanzelfsprekend rijst nu de volgende vraag: wat gebeurt er als de duur van het doorkruipen langer is dan normaal? Is het daarna komende dk-interval dan ook recht evenredig veel langer of niet? Experimenteel bleek deze vraag moeilijk te benaderen te zijn. Om lange doorkruipduren te verkrij-

gen moest de lengte van de nesttunnel langer zijn dan normaal. Hoe dat te bereiken? Ik probeerde eerst of ik een tweede nest (van een andere man) achter het nest van mijn proefdieren zodanig kon laten aansluiten dat ik een langer nest verkreeg. Je kunt een nest gemakkelijk oppakken, het is zo stevig gebouwd dat het niet uit elkaar valt. Ik knipte het uiterste einde van het nest van mijn proefdier af, knipte het begin van een elders geroofd tweede nest af en legde de beide nesttunnels op het snijvlak tegen elkaar aan. In de meeste gevallen komt de stekelbaars je, na afloop van het tegen elkaar aan leggen van beide nesten, te hulp. Hij stampt op het nest, plakt over het snijvlak heen en kit zo zelf beide nesten aan elkaar. Tot zover gaat het dan ook vaak goed. Maar als je vervolgens een experiment gaat uitvoeren (vrouwtje erbij, waarnemen van doorkruipintervallen na doorkruipen door een verlengd nest) wacht je haast altijd een grote teleurstelling. De stekelbaars kruipt wel door in het verlengde nest, maar kruipt er doorgaans niet helemaal doorheen doch komt door dak of zijwand naar buiten zodra hij zijn normale duur van doorkruipen heeft volgemaakt. Het lijkt wel of hij dan ‘weet’: ik moet er nu uit, ik heb lang genoeg doorgekropen want slechts bij hoge uitzondering kruipt zo'n stekelbaars langer door dan normaal. Op zich is dit wel een leuk resultaat, je kunt er misschien uit concluderen dat er blijkbaar een soort ‘Sollwert’ voor doorkruipduur bestaat. Toch is het wel gelukt dieren langer dan normaal te laten doorkruipen. Ik heb er echter zeer veel nesten voor moeten verlengen. In alle gevallen waarin de doorkruip langer duurde dan normaal, duurde het daarna komende interval niet langer dan normaal. Na verlengde doorkruipen vind je normale intervallen. Eén dier kwam mij bij dit experiment op bijzondere wijze te hulp. Ik deed met dit dier nestverkortingsexperimenten en knipte daarom het nest in tweeën. Het achterste gedeelte van het nest legde ik een eindje bij het voorste gedeelte vandaan zoals ik dat altijd deed. Dit dier sloopte dat afgeknipte gedeelte niet zoals de andere dieren altijd deden, maar bouwde een stukje nest tussen de twee losse delen van het nest in zodat een langer nest ontstond. In dat langere nest kroop hij ook langer door, maar de lengte van zijn doorkruipinterval was daarna niet langer dan normaal. Weer knipte ik het verlengde nest in tweeën, weer legde ik het achterste stuk een eindje weg en opnieuw bouwde deze stekelbaars er een stukje nest tussen in. Zo verkreeg ik na vijf keer knippen en vijf keer herbouw een vrij lang nest waarin het dier ook vrij

lang doorkroop, veel langer dan normaal in ieder geval. Maar nooit heb ik een verlengde interval gevonden. Na vijf keer herbouw gaf hij het trouwens op, hij bouwde elders een nieuw nest van normale lengte.

Er is ook nog een andere mogelijkheid om de duur van het doorkruipen te verlengen. In plaats van het nest te verlengen, kun je het dier ook, als hij op het punt staat om het nest te verlaten na een doorkruip, in het nest vasthouden. Je laat dan een glazen staaf met een verbreed uiteinde voorzichtig op het nest zakken. Het dier kan nu het nest niet verlaten, maar zal het wel proberen; hij slaat, net als bij het gewone doorkruipen, voortdurend met zijn staart. Je kunt het dier op deze wijze elk gewenst aantal seconden in het nest vasthouden en zo behoorlijk lange duren van doorkruipen induceren. Ook dan bleek dat er daarna nooit verlengde intervallen gevonden werden. Toch zegt de uitslag van dit experiment minder dan de uitslag van het verlengde-nestexperiment. Het zou namelijk best zo kunnen zijn dat een stekelbaars die je in zijn nest vasthoudt helemaal niet meer aan het doorkruipen is, doch alleen nog maar wanhopig probeert om uit zijn nest te komen. Die wanhopige pogingen om het nest te verlaten lijken wel veel op doorkruipen, maar zijn het misschien niet. Om nu vast te stellen of dat inderdaad het geval is kun je het volgende experiment doen. Je laat de stekelbaars in zijn nest kruipen en je begeeft je daarna met de glazen staaf naar het nest. Je geeft hem een tik op zijn staart en tegelijkertijd laat je de glazen staaf met het verbrede uiteinde op het nest zakken zodat het dier het nest niet meer uit kan. Ook dan zul je zien dat de stekelbaars, slaande met zijn staart, uit het nest probeert te komen en al zijn bewegingen daarbij lijken vrij veel op het normale doorkruipen. Als dit gedrag inderdaad als normaal doorkruipen geldt, moet je vinden dat de stekelbaars daarna opnieuw in zijn nest zal doorkruipen na een tijd die in overeenstemming is met de totale duur van het doorkruipen tot staaf op nest plus het dier vasthouden in zijn nest tot een maximum van de normale doorkruipduur. Als die pogingen om uit het nest te komen nadat hij de glazen staaf op zijn nest krijgt niet gelden als normale doorkruiphandelingen, moet je vinden dat het dier daarna weer zal doorkruipen tot het moment waarop je hem een tik gaf met de staaf. Inderdaad blijkt altijd het laatste het geval te zijn: de stekelbaars probeert wel uit zijn nest te komen en dat proberen lijkt wel op doorkruipen, maar ‘telt’ niet als doorkruipen zoals je aan de lengte van het daarna komende interval kunt aflezen. De

op doorkruipen lijkende bewegingspatronen zijn niet voldoende om de T-factor te doen stijgen, het dier moet ook in een ‘doorkruipstemming’ zijn om nu even een gevaarlijk woord te gebruiken. Is het dier dat niet doordat je hem een tik op de staart hebt gegeven en vasthoudt in zijn nest, dan is er ook geen sprake van echt doorkruipen meer. Ook dat wijst er op dat datgene wat zich *in* het dier afspeelt kennelijk heel belangrijk is.

Is het wel de T-factor?

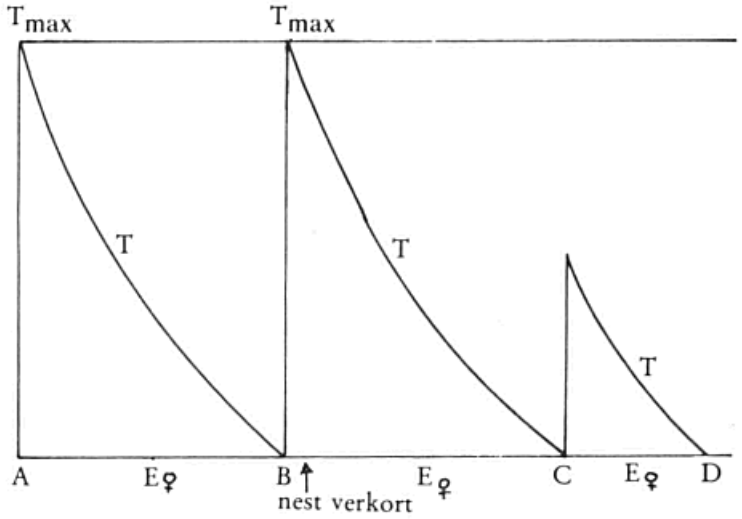
In het voorgaande heb ik steeds, impliciet, verondersteld dat het verkorten van het nest inderdaad invloed heeft op de T-factor. Is dat echter wel juist? Het is toch best denkbaar dat zo'n nestverkorting de E-factor beïnvloedt. Als manipuleren met het nest inderdaad E beïnvloedt dan moet, volgens het model van Nelson, de E-factor onder invloed van nestverkorting stijgen. Alleen dan kun je een verkorting van de lengte van het doorkruipinterval verwachten. We kunnen nu het volgende experiment doen om na te gaan of er invloed is op de E-factor als we het nest verkorten. We nemen drie achtereenvolgende intervallen van doorkruipen waar (zie nogmaals afb. 46). Op tijdstip A nemen we een normale doorkruip waar, op tijdstip B evenzo. Direct na de doorkruip op tijdstip B verkorten we nu het nest. In het interval BC heeft het visje dus steeds een verkort nest, maar dat interval is begonnen met een doorkruip van normale duur. Op tijdstip C vindt een doorkruip plaats in het verkorte nest en zal dus ook de duur van het doorkruipen verkort zijn. Als er nu een directe invloed is van het verkorten van het nest op de E-factor moet ook het interval BC al verkort zijn; als er daarentegen slechts indirect via de duur van het doorkruipen invloed is op de lengte van het interval zal alleen het interval CD maar verkort zijn. In werkelijkheid vinden we dat ook. Er is nooit gevonden dat interval BC korter (of langer) is dan normaal. Ondanks het feit dat we in dat interval het nest van het visje verkorten vinden we een interval van normale lengte. Overigens rijst bij menige lezer misschien de vraag of de stekelbaars dat nu allemaal maar accepteert, al dat geknoei met zijn nest, een grote hand in zijn aquarium waarin bovendien een schaar hangt. Het antwoord daarop moet luiden dat de stekelbaars alleen dan al zulke ingrepen tolereert als hij heel tam is. In tegenstelling tot tiendoornige stekelbaarzen die om de een of andere

reden zelden schuw worden, zijn driedoorns betrekkelijk gauw schuw. Hoe dat precies komt, weten we nog steeds niet. Wel weten we dat sommige mensen stekelbaarzen uiterst tam kunnen maken (ik behoor om voor mijzelf onverklaarbare redenen ook tot die mensen, terwijl ik toch helemaal niet zo rustig ben) en dat andere mensen, hoe ze ook hun best doen, stekelbaarzen al na een paar uur voor altijd diep achter in het aquarium onder een hoopje flap weten te jagen. Zulke mensen zijn in het algemeen hoekige, voorzichtige bewegers. Mensen met een aarzeling in hun manier van doen of, wat ook kan, mensen die erg nerveus van aard zijn.

Stekelbaarzen tolereren deze ingrepen slechts mits ze tam zijn. Als ze heel tam zijn, gebeurt het vaak dat ze, terwijl je bezig bent het nest voorzichtig stuk te knippen, in je vinger proberen te bijten of tegen je schaar aanduwen. Ze zien, met andere woorden, wat er gebeurt. Toch heeft dat zien geen meetbare invloed op het doorkruipinterval.

Ook op een andere wijze kunnen we aannemelijk maken dat de nestverkorting geen invloed heeft op de E-factor. Als er invloed zou zijn van nestverkorting, zou die moeten bestaan in het verhogen van het niveau van de E-factor. Daar, zoals we al eerder zagen, zigzaggen te omschrijven is als de som van E plus T zou na nestverkorting E plus T groter moeten zijn. Met andere woorden: er zou na nestverkorting meer gezigzagd moeten worden. In werkelijkheid is dat niet het geval en daarom is het uitermate onwaarschijnlijk dat E rechtstreeks beïnvloed wordt door de ingreep nestverkorting.

Het is interessant na te gaan wat er gebeurt met het gedrag van de stekelbaars in het verkorte interval. Wat doet het waaieren, wat doet het boren? In een gewoon doorkruipinterval vind je na doorkruipen weinig of geen waaieren en naarmate de tijd verstrijkt zie je dat het waaieren toeneemt. In het verkorte interval vind je bijna altijd dadelijk na de doorkruip in het verkorte nest al weer waaieren en hoe korter de doorkruip duurt, des te meer waaieren zie je meteen na het doorkruipen al optreden. Het lijkt erop dat dat eerste deel van het interval gewoon wordt overgeslagen als het nest verkort is en als gevolg daarvan ook de doorkruipduur verkort is. Je kunt zelfs heel precies mathematisch analyseren hoe het verloop van het waaieren is in normale en verkorte intervallen en dan blijkt dat een stekelbaars in een verkort interval juist zoveel waaiert als overeenkomt met de hoeveelheid in een normaal interval in



Afb. 51. Wat T doet als het nest verkort is

dezelfde minuut, teruggerekend vanaf het tijdstip waarop de volgende doorkruip het verkorte interval beëindigt. Als het normale interval van een stekelbaars 30 minuten duurt en het verkorte bijvoorbeeld 8 dan lijken die 8 minuten, wat het gedrag betreft, precies op de laatste 8 minuten van het normale interval. De eerste 22 minuten zijn gewoon 'overgeslagen'. Ook het boren, normaal pas vlak voor een volgende doorkruip optredend, treedt in een verkort interval veel eerder op en ook dan correspondeert de hoeveelheid boren met de normaal te vinden hoeveelheid in het overeenkomstige laatste gedeelte van het normale interval.

Is dit nu te begrijpen in termen van het model van Nelson? Ja, heel goed. Waaieren is, zoals we zagen, uit te drukken als het verschil tussen E en T. Dat de stekelbaars in een verkort interval al zoveel meer waaiert duidt erop dat T lager is dan normaal (E blijft immers gelijk). Als we nu simpelweg aannemen dat die T-factor onder invloed van doorkruipen stijgt tot T_{max} in een normale situatie, maar onder invloed van een verkorte doorkruip juist zoveel stijgt als in overeenstemming is met de duur van het doorkruipen dan zijn alle resultaten van onze waarnemingen daarmee te verklaren in termen van het model. Kijk maar naar afb. 51. T stijgt minder hoog en daarom lijkt het daarna komende interval precies op het laatste deel van een gewoon interval want T daalt in dat laatste gedeelte op dezelfde wijze.

De compensatie

Zoals we al eerder zagen, is er blijkbaar een soort ‘Sollwert’ voor de doorkruipduur. Een stekelbaars wil niet langer in zijn nest verblijven dan zijn normale doorkruipduur duurt. Dan is T gestegen tot T_{max} en hoeft hij ook niet langer te blijven liggen, zou je in termen van het model gesproken, kunnen zeggen. Dat er inderdaad zo'n soort Sollwert is, een streefwaarde, blijkt ook uit iets heel anders. Als je een nest verkort zal een driedoorn het na verloop van tijd weer aanbouwen. Sommige stekelbaarzen wachten heel lang met aanbouwen, andere beginnen vrij snel na het doorkruipen al materiaal aan te dragen en te bouwplakken. Als een stekelbaars vrij lang wacht met herbouw zal hij niet één keer, maar een aantal malen achter elkaar door een verkort nest heen kruipen. Het gekke daarbij is dat hij elke volgende keer dat hij door het verkorte nest heen gaat, langer over de doorkruip doet ook al is het nest nog helemaal niet aangebouwd. Dat houdt in dat hij op de een of andere manier de af te leggen weg langzamer ‘neemt’. Je kunt dat ook wel zien, hij blijft gewoon wat langer in het nest liggen. Hij compenseert voor nestverkorting met een langer verblijf in het nest. En dat blijkt ook zin te hebben want na zo'n langere doorkruip in een verkort nest is ook het daarna komende interval langer en wel precies zoveel langer als je op grond van de gemeten doorkruipduur verwacht. Ook dat wijst erop dat er een soort streefwaarde is voor de duur van doorkruipen. De stekelbaars bemerkt blijkbaar dat hij te kort doet over zijn doorkruip en blijft daarom langer liggen. Misschien is dat ook wel de reden waarom hij het nest aanbouwt, hij heeft een nest nodig waarin hij een normale duur van doorkruipen kan maken.

Wat gebeurt er nu tijdens doorkruipen?

Nu we eenmaal weten dat de T-factor onder invloed van de duur van het doorkruipen juist zoveel stijgt als het doorkruipen aan tijd in beslag neemt, is het mogelijk dat gegeven te gebruiken voor verdere experimenten. Op de één of andere wijze moet de stekelbaars precies kunnen registreren hoe lang hij over zijn doorkruip doet want anders zou het niet mogelijk zijn dat die duur zo'n grote invloed zou kunnen hebben. Hoe registreert de stekelbaars die duur van doorkruipen nu zo precies? Is er één of andere uitwendige

prikkel die hij met zijn zintuigen waarneemt welke voor de precieze registratie van de duur zorgt? Is het registratie van de uitvoering van de handeling, met andere woorden, registratie van zijn spierbewegingen met behulp van zenuwuiteinden in de spieren. Of wordt het geheel intern geregistreerd? In het laatste geval zouden we, als we meer willen weten, in het dier moeten ingrijpen, hersen-laesies moeten aanbrengen of zenuwen moeten doorsnijden, of hormoonklieren moeten weghalen.

Als het simpelweg registratie van een uitwendige prikkel is, moeten we in staat zijn een kunstmatige uitwendige prikkel aan te bieden ter vervanging van de stimulatie tijdens doorkruipen, overeenkomstig de wijze waarop bij een daarvoor ontvankelijke man een mooie foto van een knap meisje al prikkelend werkt. Sevenster bedacht daarom het volgende experiment. Op het moment dat wij doorkruipen verwachten, laten we de stekelbaars door een tunneltje kruipen dat op de nesttunnel lijkt. Als ook dat een stijging van de T-factor veroorzaakt, zijn we een stap verder. Maar het is uiteraard niet zo gemakkelijk om een stekelbaars door een tunneltje van jouw keuze te laten kruipen. Sevenster plaatste nu een schot in een aquarium waarin een driedoornstekelbaars zijn nest had gebouwd en in dat schot werd een trechter aangebracht in welks uiteinde schuimplastic werd gedaan. Achter het schot kun je een rijp vrouwtje aanbieden in een buis en als je dat trechtertje nu vastmaakt in een op te halen luik, kun je, als je het luik opendoet, de stekelbaars gemakkelijk achter het schot lokken. Zodra hij erachter is en baltst tegen het rijpe vrouwtje in de buis, kun je het schot laten zakken zodat de stekelbaars door trechter en trechteruiteinde met schuimrubber terug moet naar het nest. Je moet dat een stekelbaars eerst wel even leren, maar de neiging om terug te gaan naar het nest is zo sterk dat je daar goed gebruik van kunt maken. Zodoende kun je de trechter inderdaad alleen dan laten zakken als je een doorkruip verwacht en daarmee de stekelbaars een stimulus-substituut voor het nest aanbieden. Noch uit de experimenten van Sevenster, noch uit die van mijzelf met de trechter is ooit gebleken dat het door de trechter gaan doorkruipen kan vervangen, zelfs niet als je in de trechter in plaats van schuimrubber groene alg aanbrengt. Met andere woorden: een op de natuurlijke stimulus gelijkende prikkel, aangeboden op het moment van een te verwachten doorkruip, heeft geen met het nest vergelijkbare werking. Helaas.

Daarna hebben we het volgende gedaan. Moet het dier altijd

door zijn eigen nest heenkruipen? Kan alleen het eigen nest de registreerbare prikkel leveren? Om dat te onderzoeken was een nogal vernuftige proefopzet noodzakelijk die ik niet zal beschrijven, maar die het resultaat opleverde dat de stekelbaars niet door zijn eigen nest hoeft te gaan om de T-verhoging te bewerkstelligen. Ook als hij op het moment van een te verwachten doorkruip door een vreemd nest gaat, stijgt de T-factor, dat wil zeggen, wordt er lange tijd niet doorgekropen. Het verschil met de trechter met schuimrubber is dat de stekelbaars nu een nest heeft en zelf daarin doorkruipt terwijl we hem bij de trechter dwongen om door die trechter heen te gaan.

Wordt er iets uitgescheiden of juist aangemaakt tijdens doorkruipen?

Je zou je kunnen voorstellen dat er tijdens het doorkruipen iets geleegd wordt dat daarna weer wordt aangemaakt. Kruipt de stekelbaars door een verkort nest dan krijgt hij maar een bepaald gedeelte van de normale tijd gelegenheid iets te legen dat daardoor eerder weer gevuld is zodat eerder dan anders opnieuw doorkruipen zal plaatsvinden. Het kan ook dat hij iets aanmaakt tijdens doorkruipen en daarvan te weinig aanmaakt tijdens een verkorte doorkruip. Maar in geval van aanmaken van iets moet dat aangemaakte dan tijdens het volgende doorkruipinterval verdwijnen zodat, als het op is, de volgende doorkruip volgt.

Het is razend moeilijk deze veronderstellingen te onderzoeken. Als hij iets leegt tijdens doorkruipen zou je dat chemisch moeten kunnen aantonen. Hij kan niet de spermablaas legen, zoals we al eerder zagen. Hij zou bijvoorbeeld ook een zekere hoeveelheid plaksel kunnen afscheiden tijdens doorkruipen. Als je echter het nest openmaakt na een doorkruip zie je geen plakdraad. Dat kan het dus ook niet zijn. Urine dan? Onwaarschijnlijk. Bovendien zitten de van de nieren aflopende leiders vol met plaksel.

Als hij tijdens doorkruipen iets aanmaakt (bijvoorbeeld een hormoon) dat daarna weer wordt afgebroken in het lichaam, zou je ook alleen door ingrepen in het lichaam daarover iets te weten kunnen komen.

Je zou ook nog kunnen veronderstellen dat de toestand van het nest doorkruipen veroorzaakt. In het nest zou een stof, bijvoorbeeld koolzuur (het nest bestaat immers uit nog levende plantedelen) kunnen worden opgehoopt. Is er een

maximum aan koolzuur dan kruipt hij door. Maar ook dat is onwaarschijnlijk aangezien de stekelbaars niet onmiddellijk doorkruipt in een lang niet gebruikt nest en zo'n nest kun je hem aanbieden met behulp van de eerder beschreven draaitafel. In het nest zou ook een stof kunnen verdwijnen en als deze op is vindt de volgende doorkruip plaats. Maar ook dat is uit te sluiten op grond van het experiment met de draaitafel. Ook dan zou een lang niet gebruikt nest na aanbieding onmiddellijk doorkruipen oproepen.

Behoudens de mogelijkheid dat hij in het lichaam tijdens het doorkruipen iets aanmaakt of juist afbreekt dat van buiten niet of nauwelijks meetbaar is, moeten we alle mogelijkheden dat er stoffen aangemaakt of juist afgebroken worden tijdens doorkruipen verwerpen. Wat dan? Eerder had ik het al over een periode van duisternis in de tunnel.

De donkerperiode in de tunnel

Percipieert de stekelbaars met zijn ogen de duur van de duisternis (of althans verminderde lichthoeveelheid) tijdens het doorkruipen? Dat vast en zeker, maar is dat dan ook de effectieve prikkel? Alleen al op grond van het feit dat een dier dat door een nest met open dak doorkruipt, daarmee toch een doorkruipinterval laat registreren, kunnen we verwerpen dat het om lichtprikkels zou gaan. Maar we treden in ons laboratorium niet spoedig over één nacht ijs. Je kunt de stekelbaars ook een nest laten bouwen van doorzichtige plastic nylon draadjes en ook dan zal hij gewoon doorkruipen. Daarna is niettemin sprake van een interval. Als wij vlak voordat wij een doorkruip verwachten even het licht uitdoen en vervolgens weer aan zodat de stekelbaars op het moment dat T en E elkaar snijden in de duisternis zit, maar niet in het nest, blijkt dat het dier na het aangaan van het licht alsnog doorkruipt. Nee, het is niet waarschijnlijk dat licht/donker de werkzame prikkel is.

De druk van het nest

Wat dan? Kan het zijn dat de stekelbaars de druk die het nest uitoefent registreert met zenuwuiteinden in de huid of met het zijlijnsysteem? Vast en zeker. Maar is dat de werkzame prikkel die de T-factor doet stijgen? Niet waarschijnlijk omdat dieren met open nestdaken normaal doorkropen

terwijl je toch moet aannemen dat zo'n open dak mede tot gevolg heeft dat het nest een minder krachtige druk uitoefent op het lichaam van het dier. We kunnen ook langs andere weg experimenteel bevestigen dat het waarschijnlijk niet de mechanische druk is die het hem doet. Als we met behulp van elastiek over het nest heen de druk van het nest kunstmatig vergroten zien we dat de stekelbaars toch door het nest heenkruipt al kost het hem zichtbaar meer moeite. Daar T echter nooit hoger lijkt te stijgen dan T_{max} hebben we er niet veel aan om op deze manier de druk van het nest te vergroten want we zullen, ook al zou die extra druk geregistreerd zijn, toch nooit een langer interval dan normaal waarnemen. Inderdaad blijkt dat ook het geval te zijn. Maar als je nu een stekelbaars door een met elastiek verzwaard nest laat doorkruipen en nog tijdens de doorkruip een tik op de staart geeft zodat hij het nest eerder dan gewoonlijk verlaat, heeft hij gedurende de tijd van doorkruipen in het nest een grotere druk dan normaal ervaren. Als zoiets effect heeft, moet dat in de duur van het volgende interval zijn af te lezen. Maar hoeveel experimenten van dit type ik ook gedaan heb, nooit heb ik enig effect van de vergrote druk kunnen merken. Ook dat, zo lijkt het, kan niet de werkzame prikkel zijn, al kun je hiermee niet uitsluiten dat de gewone druk niet de effectieve prikkel zou kunnen zijn. Maar op grond van de resultaten in nesten met open daken valt ook dat als mogelijkheid eigenlijk weg.

Staartslaan

Is het dan denkbaar dat de stekelbaars zijn eigen spierbewegingen registreert en dat deze registratie de werkzame prikkel levert die T doet stijgen? Tijdens het doorkruipen slaat de stekelbaars met zijn staart en dat staartslaan zou natuurlijk best eens de werkzame prikkel kunnen zijn. Het zou dan net zoiets zijn als de slagen waarmee je je horloge opwindt; elke volgende slag stelt het moment waarop je opnieuw moet opwinden weer enige tijd uit.

Als het het staartslaan is dat het hem doet, moet er een precieze correlatie zijn tussen de duur van het doorkruipen (die immers zo belangrijk is) en het staartslaan. In werkelijkheid blijkt die correlatie geenszins aanwezig te zijn, een dier dat altijd precies 15 seconden doet over zijn doorkruip kan twaalf en de volgende keer bijvoorbeeld vijftien staartslagen produceren. Op grond van wiskundige berekenin-

gen moet het helemaal uitgesloten worden geacht dat het inderdaad het staartslaan is dat de T-factor doet stijgen. Er zijn, los daarvan, nog een paar argumenten voor. Als de stekelbaars compenseert voor nestverkorting met langer in het nest blijven liggen, slaat hij niet vaker met zijn staart dan wanneer hij heel kort doorkruipt in het verkorte nest, maar blijft hij inderdaad langer liggen. De tussenpozen tussen staartslaan zijn dan groter. Ook dat wijst erop dat het niet het staartslaan is dat T doet stijgen. Voorts kun je tijdens doorkruipen naar het aquarium waarin dat gebeurt toelopen en een tik op de ruit geven. Sommige stekelbaarzen willen dan wel eens blijven liggen in het nest en tegelijkertijd ophouden met staartslaan. Hoewel de duur van het doorkruipen dan niet afwijkt van de normale duur, is het aantal staartslagen minder dan anders. Toch is daarna ook een normaal doorkruipinterval meetbaar. Dit lukt overigens slechts heel zelden, maar wijst er toch ook op dat het staartslaan als werkzame factor uitgeschakeld kan worden.

De onderkant van het lichaam

Doorkruipen begint altijd met boren en bij het boren drukt de stekelbaars zijn keel tegen de ondergrond van het nest. Als de stekelbaars het nest verlaat na doorkruipen, is het gedeelte van het lichaam vóór de anale vin het laatst in contact met de ondergrond. Als het dak van het nest openligt is toch altijd nog de onderzijde van het lichaam in contact met het nest en wordt die onderzijde geprikkeld door de beweging van het doorkruipen. Zitten er dan misschien in de onderzijde van het lichaam huidzintuigjes die de duur van het doorkruipen registreren? Om dit te onderzoeken leek het gewenst de bodem van het nest te veranderen. Daarom liet ik heel dunne en iets ronde glasplaatjes slijpen in de beroemde glasblazerij van het Fysisch Laboratorium in Leiden en legde ik deze glasplaatjes in nesten van stekelbaarzen (nadat ik eerst het dak had opengemaakt). De eerste stekelbaars waarbij ik dat deed gleed tijdens de doorkruip over het plaatje, keerde meteen terug naar de nestopening en probeerde opnieuw door te kruipen, gleed weer uit over het plaatje en probeerde een derde doorkruip. Op dat moment dacht ik verheugd: nu heb ik het gevonden, maar helaas, dat bleek toch niet het geval te zijn. Alle stekelbaarsjes die geconfronteerd worden met een glasplaatje op de bodem van het nest glijden aanvankelijk uit en

proberen daarom nogmaals door te kruipen, maar op de lange duur leren zij toch om de juiste bewegingen te maken over het glasplaatje en dan kruipen ze door alsof er niets aan de hand is en vind je na een doorkruip over zo'n glasplaatje ook een normaal doorkruipinterval. Wellicht is er inderdaad sprake van dat het dier met de onderzijde van het lichaam iets registreert, maar strikt nodig is het blijkbaar niet want ook op een volkomen glad oppervlak dat toch een heel andere prikkel aflevert dan een ruwe nestbodem, is een normale doorkruip uit te voeren. Het gaat er maar om dat de stekelbaars de juiste beweging maakt.

Niet eens zo heel lang na de experimenten met glasplaatjes bezat ik een stekelbaars die wel in seksuele fase was (dat wil zeggen wel baltste tegen een vrouwtje dat in zijn aquarium werd geplaatst) maar niet beschikte over een nest. Hij had ooit wel een nest gehad, maar dat afgebroken en geen nieuw gebouwd. Als je deze stekelbaars een goed baltsend vrouwtje aanbood, ging hij naar een bepaald plekje op het zand in het aquarium (niet de plaats waar hij vroeger zijn nest had gebouwd) en boorde in het zand, waarna hij vervolgens op het zand ging liggen en deed alsof hij doorkroop. Dat wil zeggen: hij sloeg op dezelfde rustige wijze met zijn staart als een stekelbaars die doorkruipt. Hij hield dat een tiental seconden vol en baltste daarna weer verder tegen het vrouwtje. Het lijkt erop (twee studenten hebben ieder ook eens zo'n stekelbaars gehad) dat de stekelbaars de doorkruipbeweging zelfs zonder nest kan uitvoeren. Maar uitvoeren moet hij de beweging wel. Het lijkt niet waarschijnlijk dat hij daarbij een prikkel van buiten registreert die de T-factor doet stijgen, nee, er gebeurt blijkbaar iets in het visje.

De eerstvolgende stap die wij nu gaan doen is kijken of datgene wat er in het dier gebeurt misschien temperatuurgevoelig is. Tussen twee doorkruipen in plaatsen we de stekelbaars dan enige tijd in koud water. Is het proces dat zich in het dier afspeelt beïnvloedbaar door toevoer van koude dan moet dat aan eerder komen, of wat waarschijnlijker is, aan uitstel van de daaropvolgende doorkruip te merken zijn en dan weten we ook weer iets meer over de richting waarin we moeten zoeken.

Waartoe deze regelmaat?

Tot nu toe hebben we ons steeds bezig gehouden met de veroorzaking van de doorkruipritmiek in het gedrag van de

driedoornstekelbaars. In de ethologie is het echter gebruikelijk om je, bij elk gedrag ook altijd af te vragen wat de functie ervan is. Soms is zo'n vraag gemakkelijk te beantwoorden. Neem het waaieren in de broedzorgfase, het is duidelijk waarvoor dat dient. Als het niet gebeurt, gaan eieren dood.

Maar minder duidelijk is het waarom de stekelbaars zo nodig zo precies op tijd door zijn nest moet gaan. Je kunt je in de eerste plaats al afvragen: waartoe moet hij eigenlijk doorkruipen? Doet hij het om de nesttunnel open te houden zodat een kuitrijp wijfje gemakkelijker naar binnen kan kruipen? Maar als je met behulp van de draaitafel een stekelbaars een nest geeft waarin lange tijd niet is doorgekropen zul je zien dat een kuitrijp vrouwtje ook heel gemakkelijk kan inkruipen. En zelfs al zou doorkruipen dienen om de tunnel open te houden dan valt nog niet te begrijpen waarom het zo regelmatig moet geschieden. Het zou bij wijze van spreken voldoende zijn als de stekelbaars doorkroop vlak voordat een wijfje inkruipt.

Je kunt natuurlijk ook zeggen: alle gedrag is ritmisch georganiseerd, ook ons eigen gedrag (denk aan slaap-waak ritme, aan temperatuur-ritmen en dergelijke) en die ritmiek garandeert dat bepaalde, noodzakelijke handelingen op gezette tijden gebeuren. Maar dan nog blijft de vraag bestaan waarom de stekelbaars ritmisch zo strak georganiseerd is. Waartoe kan dat dienen? Of is het slechts een toevallige uitkomst van dat zenuwstelsel? Vragen waarop helaas nauwelijks een antwoord te geven valt.

Het enige wat enig houvast geeft is een vergelijking van het doorkruipritme met ons slaap-waak ritme. Net als bij de stekelbaars resulteert korter slapen dan anders (vergelijk korter in het nest liggen) in eerder weer slaperig worden. Te lang slapen heeft nauwelijks effect, je kunt niet door ‘vooruit’ te slapen bewerkstelligen dat je een nacht later helemaal niet naar bed hoeft. Om te slapen heb je een bed nodig en als het bed vreemd is moet je er eerst aan wennen voordat je erin kunt slapen net zoals een stekelbaars moet wennen aan een nest met een glasplaatje erin. Als het niet anders kan, ben je zelfs nog in staat om helemaal zonder bed te slapen al heb je wel iets nodig om in te zitten of op te liggen (hoewel staande slapen ook mogelijk schijnt te zijn), net zoals de stekelbaars ook zonder nest kan doorkruipen (dat komt tenminste een enkele keer voor). Een heel belangrijke en veelzeggende overeenkomst is wel dat in bed liggen nog niet garandeert dat je slaap binnen haalt zoals bij een stekelbaars

in het nest liggen evenmin garandeert dat zijn T stijgt. En net zoals je, wanneer je slaapt, wakker kunt schrikken en wel blijven liggen (maar dat telt dan niet meer als slaap) kan de stekelbaars tijdens doorkruipen zodanig schrikken van een verbrede glazen uiteinde op zijn nest, dat hij, ook al blijft hij in het nest liggen, niet echt meer doorkruipt. Alle uitwendige omstandigheden kunnen aanwezig zijn om slaap of stijging T-factor te garanderen maar er moet ook iets in de mens, in het dier gebeuren, wil er sprake zijn van slaap of stijging T-factor.

Slaap is zeer noodzakelijk voor een mens, maar er lijkt geen duidelijke reden aanwezig te zijn voor de strakke ritmiek. Je gezondheid lijdt er stellig onder als je onregelmatig slaapt, maar dat is een gevolg van die onregelmatigheid; dat gevolg houdt nog niet in dat je daaruit zou mogen concluderen dat er een duidelijk functionele reden is waarom je zo precies eenmaal in de vierentwintig uur gedurende steeds dezelfde acht uur moet slapen. Misschien moeten we het doorkruipen bij de stekelbaars ook wel als zoiets zien, maar toch blijft deze hoogst precies en blijkbaar zo fijn afgestelde ritmiek een raadselachtig fenomeen.

7. Leergedrag van de stekelbaars

Dat een betrekkelijk klein visje als de stekelbaars in staat is veel te leren behoeft ons niet te verbazen. De stekelbaars is tenslotte een gewerveld dier en zelfs ongewervelde dieren kunnen van alles leren. Een heel eenvoudig (wat heet overigens eenvoudig - dit diertje is natuurlijk ook uiterst gecompliceerd!) dier als de zoetwaterpoliep, dat niet eens beschikt over een kop, laat staan dus over hersenen, kan al leren om niet meer te reageren op een herhaald aangeboden prikkel. Zodoende spreekt het haast vanzelf dat de stekelbaars veel kan leren: plaats en tijdstip waar en waarop hij zijn voedsel krijgt zijn hem na verloop van tijd bekend als ze niet variëren. Ook weet hij al spoedig dat een glazen buis nog ver buiten zijn aquarium betekent dat er binnenkort een vrouwtje te zien zal zijn. Maar bij dit soort leereffecten kun je nog spreken van ‘klassiek conditioneren’. Dat is een begrip uit de leerpsychologie waarmee het proces wordt aangeduid volgens welke de voorwaardelijke reflexen ontstaan. Denk daarbij aan de hond van Pavlov die op de aanblik van voer reageert met speekselvloed (kwijlen) en als je tegelijk met het aanbieden van voedsel een bel laat luiden na verloop van tijd ook kwijlt als alleen maar de bel luidt. Klassiek conditioneren is bij de stekelbaars heel goed mogelijk. Maar ‘operant conditioneren’? Bij operant conditioneren moet een dier zelf iets doen of juist nalaten om iets te krijgen of een dreigend gevaar af te wenden. Een rat moet op een pedaal drukken om een voedselkorrel te krijgen, een resusaap moet een hendel overhalen om te voorkomen dat hij een stroomschok krijgt. Volgens de theoretici van het ‘operant conditioneren’, waarvan Skinner de bekendste is, kun je een dier leren iets steeds vaker te gaan doen, als hij meteen daarna een passende beloning krijgt en een dier afleren iets te doen, als hij meteen daarna bestraft wordt. De laatste jaren hecht men steeds minder geloof aan de algemeenheid van deze regel en één van de onderzoekingen die velen hebben doen twijfelen aan de juistheid van ‘altijd toename van respons na beloning en altijd afname van respons na bestraffing’ is Sevensters werk geweest met de stekelbaars. Hoe hij ooit op het idee gekomen is van het schitterende, zo dadelijk te bespreken, experiment wil hij nooit precies prijsgeven, maar zoveel is wel zeker dat het ontstaan is uit de behoefte zo objectief mogelijk te kunnen vaststellen hoe een rond-

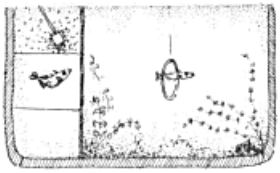
Afb. 52. Staafbijten

zwemmende stekelbaars in seksuele fase gemotiveerd is. We weten dat er voortdurend schommelingen zijn in de agressieve en seksuele motivatie van het dier, schommelingen die voor een deel af te lezen zijn uit het gedrag van de stekelbaars. Veel vacuüm-zigzaggen: dan heel sterk seksueel gemotiveerd. Veel rukt plant: dan waarschijnlijk sterk agressief gemotiveerd. Maar om die motivatieschommelingen nu nog preciezer te meten leek het gewenst de stekelbaars de mogelijkheid te verschaffen zich daarover op ondubbelzinnige wijze uit te drukken. Als je een dier iets wilt laten meedelen, kun je doorgaans het beste je toevlucht nemen tot een leerexperiment.

Het werd de stekelbaars als volgt mogelijk gemaakt iets mede te delen. In zijn aquarium werd een schot geplaatst dat een open te trekken luikje bevatte (zie afb. 52). Achter het luikje bevond zich een vrouwtje. In het compartiment van het aquarium waarin de man zwom werd een dun plastic staafje gehangen met een groen puntje aan het uiteinde. Wilde de man nu een tiental seconden het vrouwtje zien dan moest hij in het staafje bijten waarna volautomatisch het luikje tien seconden lang openging en het vrouwtje zichtbaar werd. Zodoende kon een seksueel gemotiveerde man die geleerd had in het staafje te bijten zelf uitdrukking geven aan het ‘verlangen’ een vrouwtje te mogen zien om het nu eens in menselijke, niet-ethologische termen te zeggen. Maar als spoedig bleek dat via dit staafbijten heel nieuwe mogelijkheden waren geschapen om het gedrag van de stekelbaars te onderzoeken. Om duidelijk te maken waarom dat zo is moeten we eerst ander leergedrag dan het staafbijten behandelen.

De ring

Ook nu een mannelijke stekelbaars in seksuele fase, een schot met een luik in het aquarium met daarachter een



Afb. 53. Ringzwemmen

kuitrijp vrouwtje, maar in plaats van een staafje hangt er in het aquarium een ring (afb. 53). De ring heeft een binnendiameter van 50 mm. Daar zijn we echter niet mee begonnen. Het gaat er ons namelijk om dat de stekelbaars in de van het schot afgekeerde richting door de ring zwemt. Om een stekelbaars dat te leren moet je wachten tot hij een keer bij toeval door de ring zwemt en hem daar dan voor belonen. Als gevolg van de beloning neemt de kans iets toe dat hij er voor een tweede keer doorheen zal gaan (hoewel het ook nu nog een toevalstreffer zal zijn). Neem je een ring van 50 mm dan zal hij daar nooit bij toeval doorheen zwemmen. Je moet met een veel grotere ring beginnen. Heeft hij eenmaal goed geleerd daar doorheen te gaan dan kun je op een kleinere ring overgaan en zo kun je, via twee of drie tussenstappen, het dier leren om door de kleine ring heen te zwemmen.

Wat gebruiken we nu als beloning? Het blijkt dat een tien seconden durende aanblik op een kuitrijp wijfje achter een doorzichtig schot een uitstekende beloning is. Je kunt elke mannelijke stekelbaars leren door een ring te zwemmen als hij onmiddellijk daarna een vrouwtje te zien krijgt. Als je enige tijd gedresseerd hebt, zul je kunnen constateren dat de stekelbaars gemiddeld tweemaal per minuut door de ring gaat. Vaker door de ring zwemmen per minuut (hij zou het, gegeven het feit dat een minuut uit 60 sec. bestaat, zesmaal kunnen doen daar het luik 10 seconden open is) is zo goed als uitgesloten daar een baltsende stekelbaars ook altijd een aantal nesthandelingen moet verrichten. De tijd die hij daaraan besteedt gaat af van de tijd die hij aan door de ring zwemmen zou kunnen besteden.

Maar we kunnen ook een andere beloning gebruiken. In plaats van een kuitrijp vrouwtje, kunnen we een mannetje in het andere compartiment plaatsen, ja, deze zelfs een nest daar laten bouwen zodat het gedeelte van het aquarium achter het schot zijn territorium is. Als het luik nu opengaat, zien twee rivalen elkaar en kun je over en weer dreigen

en aanvallen verwachten. Ook in dit geval werd het luik tien seconden geopend en hier bleek dat de aanblik van een agressieve mannelijke soortgenoot als beloning fungeert want een mannetje zal heel vaak door een ring zwemmen als onmiddellijk daarna 10 seconden lang een rivaal zichtbaar wordt. Soms zwemt hij zelfs gemiddeld vaker dan tweemaal per minuut door de ring wat eigenlijk niet zo vreemd is daar een agressief dier niet of nauwelijks doet aan nestbezoek. Zodoende heeft een agressief gemotiveerde man veel meer tijd tot zijn beschikking dan een baltsende man. Op zich is alleen al het feit dat 'mogen of kunnen vechten' blijkbaar een belonende waarde heeft interessant. Daaruit zijn wellicht verstrekkende conclusies te trekken over het fenomeen agressie, maar ik moet er wel bij vermelden dat behalve het agressief kunnen reageren ook het feit dat een soortgenoot te zien is belonende waarde heeft. Een niet terug vechtende rivaal heeft ook belonende waarde: een man zal door de ring zwemmen als hij 'weet' dat daarna een grauw gekleurde, niet-agressieve soortgenoot zichtbaar wordt. Zelfs als een tiendoorn of een goudvis achter het luik zwemt, is aanleren van door ring zwemmen mogelijk. In één geval is het een studente zelfs gelukt een stekelbaars te dresseren op het opengaan van het luik. Hoewel er achter het luik niets te zien was, leerde het proefdier toch om door de ring te zwemmen. Maar daar staat weer tegenover dat agressie altijd een belonende waarde heeft en dat dressuur met agressie als beloning veel beter lukt dan enige andere dressuur, behoudens de dressuur met een wijfje als beloning. Slechts in die gevallen waarin na het opengaan van het luik een zo agressieve man te voorschijn komt dat het proefdier terugdeinst als het luik opengaat is het soms moeilijk de stekelbaars te leren door de ring te zwemmen.

De staaf

Voordat we de goede methode hadden ontdekt om de stekelbaars te leren in de staaf te bijten was de dressuur een heksentoer. Zeven keer heb ik een stekelbaars staafbijten geleerd en zeven keer leverde dat dagen vol wanhoop, diepe wrevel en zelfmoordstemmingen op. Je moet beginnen met de stekelbaars naar de staaf toe te dresseren. De stekelbaars zwemt rond in zijn aquarium en komt daarbij zo af en toe in de buurt van de staaf. Elke keer als hij dicht bij de staaf is doe je het luik, waarachter het kuitrijpe vrouwtje staat, 10 se-

conden open en op die manier is het mogelijk de stekelbaars te leren dat hij in de buurt van de staaf moet rondzwemmen. Dan ga je over op de volgende fase van de dressuur. Elke keer als de stekelbaars op minder dan 10 cm afstand van de staaf langs zwemt, gooi je het luik 10 seconden open, vervolgens vernauw je de afstand tot 5 cm, tot 2 cm, tot vlakbij de staaf. Heeft hij zich tot zeer dichtbij laten dresseren dan stel je als criterium voor het openen van het luik: hij moet de staaf aanraken. Als hij dat maar vaak genoeg doet, steeds onder invloed van de beloning, kun je ertoe overgaan hem alleen dan het vrouwtje te laten zien als hij met zijn bek de staaf aanraakt. En daarna moet je wachten en hopen op echt bijten. Soms doe je er wel drie dagen over voor je een stekelbaars zover hebt, soms lukt het in een paar uur. Bij één dier heb ik er een week over gedaan voor ik hem zover had. De volgende dag was hij overleden. En dan te bedenken dat het zoveel gemakkelijker gaat als je de staaf niet stil ophangt in het aquarium maar, aan het begin van de dressuur, steeds laat zakken vlak voordat je het luikje opendoet (en daarna weer ophaalt). In dat geval zal de stekelbaars de staaf al spoedig ‘herkennen’ als iets dat met het vrouwtje in verband staat, hij zal naar de staaf toe zigzaggen en de staaf aanstoten, juist zoals hij naar een vrouwtje zigzagt en een vrouwtje aanstoot. Zo kun je de gewenste respons (staafbijten) vormen via een proces van klassiek conditioneren.

Ook bij de staaf zijn er twee mogelijkheden: je kunt achter het luik een mannetje of een vrouwtje plaatsen. Als er na staafbijten een mannetje achter het luik te zien is, verschilt de frequentie waarmee het bijten wordt uitgevoerd niet of nauwelijks van de frequentie waarmee door de ring wordt gezwommen. Maar heel anders gaat het eruitzien als een vrouwtje 10 sec. te zien is na een beet in de staaf. In plaats van tweemaal per minuut, zal de stekelbaars nu gemiddeld één keer per 3-5 minuten in de staaf bijten. Dat betekent dat er een soort uitstel van de respons, van het staafbijten optreedt, nadat het heeft plaatsgevonden en beloond is met de aanblik van een vrouwtje. Vanwaar dit vrij lange uitstel? Waarom bijt de stekelbaars niet even vaak in de staaf wanneer er een vrouwtje te zien is als wanneer er een mannetje te zien is? De aanblik van een vrouwtje is, zagen we bij het ringzwemmen, een even goede beloning als de aanblik van een mannetje. En waar een goede beloning aanwezig is, hoort elk gedrag, direct voorafgaande aan de beloning toe te nemen, volgens de Skinneriaans denkende leertheoretici. Waarom neemt staafbijten dan niet toe tot het te verwachten

aantal van twee per minuut? Omdat er in dit geval sprake is van interactie tussen respons en beloning. De respons is afkomstig uit het agressieve gedragsrepertoire van de stekelbaars, de staaf is evenwel geassocieerd met een vrouwtje, wekt baltsgedrag op, geen agressief gedrag. Je ziet dat ook: de stekelbaars zigzagt echt naar de staaf, maakt kleine sprongetjes om de staaf heen, opent soms de bek, beroert soms de staaf met die geopende bek alsof hij wil gaan bijten. Maar vaak volgt dan geen beet, blijft het bij een zwakke intentie om te bijten en worden er weer kleine zigzagjes uitgevoerd. Er is kennelijk bij de zo gedresseerde stekelbaarzen sprake van een conflictsituatie en soms uit zich dat op een minder plezierige wijze. Als een stekelbaars in normale omstandigheden in conflict verkeert (als hij van iets geschrokken is, achter de planten is gedoken, maar ook terug wil naar het nest) zie je vaak *gapen* en *rekken* optreden. Bij dressuurexperimenten met de staaf kun je deze gedragingen vaak aanschouwen als de aanblik van een vrouwtje de beloning is. Zo nu en dan zie je zelfs, behalve veel gapen en rekken, schokkend zwemmen en bibber-bekken. Bij bibber-bekken zie je de bek echt op en neer bewegen alsof het dier klappertandt. Of een dier zulke gedragingen zal gaan vertonen hangt overigens ook af van de wijze waarop je hem gedresseerd hebt. Maar van conflict is in ieder geval sprake en als gevolg van het feit dat de respons niet past bij de daarna komende beloning is er een beperking in het leervermogen van de stekelbaars. De tien seconden durende aanblik van het vrouwtje telt, ook als aan die aanblik geen bijten is voorafgegaan (je kunt af en toe zelf het luik opendoen in plaats van het hem te laten doen) het staafbijten enige tijd uit, onderdrukt het staafbijten. Voor de stekelbaars is bijten niet een neutrale handeling, maar kennelijk een agressief gekleurde handeling zodat het dier eerst na een paar minuten, sinds het tijdstip waarop hij het vrouwtje zag, in staat is de handeling uit te voeren. Zo blijkt dat niet alle gedrag van alle dieren naar willekeur manipuleerbaar is onder de invloed van beloning.

Toch is het in zeker opzicht een raadselachtig verschijnsel dat de neiging om in de staaf te bijten geremd is na het zien van een vrouwtje want een mannelijke stekelbaars heeft er, ook als hij sterk seksueel gemotiveerd is (dus goed zigzagt en goed leidt) toch nooit moeite mee een niet geheel willig vrouwtje met zijn geopende bek tijdens de balts krachtig aan te stoten. Daar staat dan echter weer tegenover dat een mannelijke stekelbaars, als hij één van die weinige mannen is

die op een model van een vrouwtje reageert (maar ook dat reageren kun je een stekelbaars via een proces van klassiek conditioneren leren), zo'n zilveren peertje ook zelden of nooit aanstoot. Het lijkt me heel waarschijnlijk dat de staaf, die geassocieerd raakt met het vrouwtje onder invloed van de dressuur, voor een man net zoiets is als een model.

Tenslotte nog twee, met elkaar in verband staande eigenschappen van deze vorm van dressuur. In tegenstelling tot dressuur waarbij met voedsel als beloning wordt gewerkt, treedt er bij de stekelbaars nooit verzadiging op. Is voedsel de beloning dan raakt de maag gevuld en verdwijnt daardoor de motivatie bij het dier om de handeling uit te voeren die hem voedsel oplevert, al kunnen ratten nog lang nadat hun maag vol is blijven doorgaan met op het pedaal drukken dat hen voedsel oplevert. Zij eten het dan niet op zodat ze na verloop van tijd tot hun knietjes in de graankorrels staan. Maar bij de dressuur van de stekelbaars treedt geen verzadiging op, nee, zelfs geen gewenning aan de prikkel vrouwtje. Als je een stekelbaars regelmatig, bijvoorbeeld één keer in de drie minuten, een vrouwtje laat zien met behulp van een schot waarin een beweegbaar luik zit, zal hij na verloop van tijd toch enigszins agressief worden tegen dat vrouwtje ook al blijft zij goed baltsen. Kan hij haar echter zelf te voorschijn roepen door in de staaf te bijten of door een ring te zwemmen dan wordt hij niet agressief. Eenmaal heb ik, op tweede kerstdag van het jaar 1967, van 's morgens acht uur tot 's avonds negen uur onafgebroken het gedrag geprotocolleerd van een stekelbaars die gemiddeld eenmaal per vijf minuten in de staaf beet. Dertien uur lang baltste hij onvermoeibaar tegen een al even onvermoeibaar wijfje dat echter om negen uur 's avonds spontaan haar eieren aflegde zodat ik gedwongen was het experiment toen te beëindigen. Terwijl ik gebroken en verkleumd, hongerig en humeurig, het vrouwtje terugbracht naar de wijfjesbak zag ik uit mijn ooghoeken hoe hij vacuüm-zigzaggend, en nog even monter en kwiek als dertien uur eerder, door het aquarium schoot. Even later beet hij in de staaf, welke beet automatisch geregistreerd werd en de volgende dag kon ik vaststellen dat hij tot laat op de avond was doorgegaan met bijten, zij het dat de beten eerst heel frequent, later steeds met grotere tussenpozen op elkaar volgden. Zodoende werd ook, waar nu op bijten geen beloning meer volgde, de uitdoving van de respons vastgelegd. Die uitdoving (extinctie in vaktaal) verschilt niet wezenlijk van de uitdoving na leerexperimenten waarbij geen tegenstrijdigheid bestaat tus-

sen respons en beloning. Voor elke leertheoreticus betekent de constatering dat er van uitdoving van de respons sprake is pas dat een leerproces heeft plaatsgehad.

Van uitdoving van de respons: interesse voor de stekelbaars kan bij een onderzoeker die dertien uur lang onafgebroken een stekelbaars heeft waargenomen tijdelijk wel sprake zijn maar het verbazingwekkende is dat het gedrag van de stekelbaars je de volgende dag dan toch weer in hoge mate vermag te boeien en dat het je ook blijft boeien al heb je alles wat vrouwtjes en mannetjes kunnen doen al honderden malen gezien. In het gedrag van de stekelbaars blijft toch altijd iets grilligs en onvoorspelbaars aanwezig dat de aandacht gevangen houdt terwijl het tegelijkertijd, omdat de stekelbaars zijn handelingen zo snel, kordaat en vinnig uitvoert, de tinteling van echt leven uitstraalt. Voor mij is de vitaliteit en onverwoestbaarheid van het leven nauwelijks beter te symboliseren dan met dit kleine maar in het voorjaar zo prachtig gekleurde visje dat je de teleurstelling om het grauw aan het wateroppervlak hangen bespaart zolang je experimenten met hem uitvoert waarbij, zoal niet voortdurend dan toch af en toe, goed baltsende vrouwtjes betrokken zijn.

Literatuur

J. VAN DEN ASSEM, *Territory in the three-spined stickleback*, 'Behaviour', Suppl. 16, 1-164, 1967.
J.J.A. VAN IERSEL, *An analysis of the parental behaviour of the male three-spined stickleback*, 'Arch. Néerl. Zool', 13, Suppl. 1, 381-400, 1953.
P. SEVENSTER, *A causal study of a displacement activity (Fanning in Gasterosteus aculeatus L.)* 'Behaviour', Suppl. 9, 1-170, 1961.
A.C.A. SEVENSTER-BOL, *On the causation of drive reduction after a consummatory act (in Gasterosteus aculeatus)*, 'Arch. Néerl. Zool'. 175-236, 1962.
R.J. WOOTTON, *The Biology of the sticklebacks*, Academic Press. London, 1976.

Register

Alaska 26
Apeltes 16, 17, 27
Apeltes quadracus 17
Artemia 10
Assem, J. van der 13, 57
astaxanthin 24
Aulostomoidei 16
Auslöser 61

baars 11
balts-motor 77
beekstekelbaars 54
beenplaatjes 25
bevruchting 47, 82
bibber-bekken 106
blaasparasieten 10
bodem-stoten 61, 65
bootsmannetje 24
boren 42, 71, 91
bouwplak 33
broedzorgfase 50
Brits Columbia 26
bruine ratten 11
Buddingh, C. 8
buikstekel 60, 63
buissnavelvissen 16

caroteen-ester 24
Chehalis Rivier 16
Chignik Rivier 26
cirkelplak 20, 33
cirkelvechten 61, 64
Culea 16, 27
Culea inconstans 16
cyclopsen 9

Daphnia 9
darmparasieten 10
dooierzak 53
doorkruipen 24, 34, 42
doorkruipduur 85, 86, 92
doorkruipgedrag 70
doorkruipinterval 73, 85, 86
doorkruipritme 72, 76, 79
draait en staat *zie* drast

draaitafel 82
drast 41
dreighouding 60
drempel 74
driedoornige stekelbaars 23
dubbel-doorkruipen 84

E-factor 74, 77, 89
eenden 11
eislijm 50
erytroforen 24, 30
ethogram 55
excitation 74
extinctie 107

forel 11, 12
fladderen 31

gasblaasparasieten 10
gapen 106
Gasterosteiformes 16
Gastero steioidei 16
Gastero steidae 15
Gasterosteus 16, 27
Gasterosteus aculeatus L. 15
Gasterosteus wheatlandi 22
geometrische progressie 73
guaninekristallen 24
guanoforen 24

hapt zand *zie* haza
haza 31
homoseksualiteit 69
hoornblad 13, 20, 31
huidparasieten 10
Hulst, W.G. van de 29

Iersel, J.J.A. van 13
infusoria 10, 53
inkruipen 47
Iznik-meer 26

klassiek conditioneren 101, 105
klooien 36
kopmeeuwen 11
krabbescheer 31

Leiden 8, 15
leiden 40
leidstengels 36
leiurus-vorm 25

Maasland 43
Maassluis 15
maniakken 84
melanoforen 24
modellen 61
monohydroxyxantophyll 24
Morris, D. 68
muggelarven 9, 10, 12
mysis 10

Nelson, K. 73, 74, 77, 84, 89
Nelson-model 76
nine-spined stickleback 19
Novumbra hubbsi 16

Oost-Engeland 29
operant conditioneren 101
opwinding 74
otter 11
oversprongbeweging 43

Pavlov, I.P. 101
pekelkreeftjes 10
Pelkwijk, ter 12
pendelbalts 28, 41, 44
Pennant, 29
pipetkorf 81
plakdraad 32
plakken 32, 42, 72
poelslakken 13
posthoornslakken 13
prikken 28, 44
pseudo-stip 10
pseudovrouwelijk gedrag 68
Pungitis 16, 27
Pungitis pungitis 19

Queen Charlotte Eilanden 16

reigers 11
rekken 106
respons 107

rukt plant 36
rukt stengel 36
schimmel 10
seksuele fase 37, 70
seksuele plak 43
semi-armata-vorm 26
Sevenster, P. 13, 42, 68, 73, 76, 84, 93, 101
Sevenster-Bol, A.C.A. 13
Skinner, B.F. 101
slaap-waakritme 99
sleutelprikkel 61
sluipen 66
snoek 11
spermablaas 79
Spinachia 16, 18
spuugt zand *zie* spuza
spuza 31
staafbijten 105
staartsidderen 47
staartslaan 96
stampen 34, 35, 42
stekelbaarsachtigen 16
Stekelbaarsje, Het 8
stekelbaarzen 16
stekelbuisvissen 16
sterns 11
stip 10
synchronisatie van broedzorggedrag 68
Syngnathoidei 16

T-factor 74, 77, 86, 89, 91-94, 98, 100
temperatuur-ritme 99
territorium 57
threshold 74
tiendoornige stekelbaars 19, 54
Tinbergen, N. 12, 61
torren 13
trachurus-vorm 25
trekfase 29
trompetvisachtigen 16
tubifex 9, 12
uitdoving van respons 107
uitwaaieren 51

vacuüm-waaieren 42
vacuüm-zigzaggen 71, 78
Veluwe 14, 15, 26
ventileren 52
vierdoornige stekelbaars 54

voorwaardelijke reflexen 101

waaieren 42, 71, 78, 90
wantsen 13
Washington (staat) 16
waterpest 13, 20, 31
waterspinnen 13
watertor 24
watervlooien 9
Wootton, 68

zalm 11
zandnest 35
Zeeland 15, 26
zeelt 24
zeenaaldachtigen 16
zeepaardje 16
zeestekelbaars 18, 27
zigzagdans 38
zoekman 24
zoetwaterpoliep 101
zuigen 35
zwartgestippelde driedoorn 22, 54
zijlijnsysteem 95